Série A, n° 1548
N° d'ordre : 2414

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel BROULAND
Professeur-Adjoint au Lycée Montaigne

1re THÈSE. — Recherches sur l'Anatomie florale des Renonculacées.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 9 mai 1935, devant la Commission d'examen

Président : M. L. BLARINGHEM.

Examinateurs : M. A. GUILLIERMOND.
M. R. COMBES.

PARIS
IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE
JOUVE & Cie, ÉDITEURS
15, RUE RACINE, 15

1935

Série A, n° 1548
N° d'ordre : 2414

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel BROULAND
Professeur-Adjoint au Lycée Montaigne

1re THÈSE. — **Recherches sur l'Anatomie florale des Renonculacées.**

2e THÈSE. — **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 3 mai 1935, devant la Commission d'examen

Président : M. L. BLARINGHEM.
Examinateurs : M. A. GUILLIERMOND.
M. R. COMBES.

PARIS
IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE
JOUVE & Cie, ÉDITEURS
15, RUE RACINE, 15

1935

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.
Doyen . . . . . C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Professeurs honoraires
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
EMILE PICARD.
Rémy PERRIER.
Léon BRILLOUIN.
GOURSAT.
WALLERANT.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.
AUGER.
BLAISE.
DANGEARD.
JANET.
LESPIEAU.
MARCHIS.
MOUTON.

PROFESSEURS

G. BERTRAND . . T Chimie biologique.
M. CAULLERY . . T Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN . . T Chimie générale.
Emile BOREL. . T Calcul des probabilités et Physique mathém.
Jean PERRIN . . T Chimie physique.
H. ABRAHAM . . T Physique.
E. CARTAN . . . T Géométrie supérieure.
M. MOLLIARD . . T Physiologie végétale.
L. LAPICQUE . . T Physiologie générale.
E. VESSIOT . . . T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
A. COTTON . . . T Recherches Physique.
J. DRACH. . . . T Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Charles FABRY. T Enseignement de Physique
Charles PÉREZ . T Zoologie.
Léon BERTRAND. T Géologie structurale et géologie appliquée.
P. PORTIER . . T Physiologie comparée.
E. RABAUD . . . T Biologie expérimentale.
M. GUICHARD. . Chimie minérale.
Paul MONTEL. . T Théorie des fonctions et théorie des transformations.
P. WINTREBERT. T Anatomie et histologie comparées.
L. BLARINGHEM. T Botanique.
O. DUBOSCQ. . . T Biologie maritime.
G. JULIA. . . . . T Application de l'analyse à la Géométrie.
C. MAUGUIN. . . T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
H. BÉNARD . . . T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY . . . T Calcul différentiel et calcul intégral.
L. LUTAUD . . . T Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH . T Physique théorique et physique céleste.
G. BRUHAT . . . Physique.
E. DARMOIS. . . Physique.
A. DEBIERNE . . T Radioactivité.
A. DUFOUR . . . T Physique (P. C. B.).
L. DUNOYER. . . Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND T Botanique (P. C. B.)
M. JAVILLIER. . Chimie biologique.
L. JOLEAUD . . . Paléontologie.
ROBERT-LÉVY . . Zoologie.
F. PICARD. . . . Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Henri VILLAT. . T Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB. . . . T Géologie.
P. PASCAL. . . . T Chimie minérale.
M. FRÉCHET. . . T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
E. ESCLANGON. . T Astronomie.
Mme RAMART-LUCAS. T Chimie organique.
H. BÉGHIN . . . T Mécanique physique et expérimentale.
FOCH . . . . . Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER. . . Physique (P.C.B.).
De BROGLIE. . . T Théories physiques.
CHRÉTIEN. . . . Optique appliquée.
P. JOB . . . . . Chimie générale.
LABROUSTE . . . Physique du Globe.
PRENANT . . . . Zoologie.
VILLEY . . . . . Mécanique physique et expérimentale.
BOHN . . . . . Zoologie (P. C. B.).
COMBES. . . . . Botanique.
GARNIER . . . . Calcul différentiel.
PÉRÈS. . . . . Mécanique des fluides.
HACKSPILL . . . Chimie (P. C. B.).
LAUGIER. . . . . Physiologie générale.
TOUSSAINT . . . Technique Aéronautique.
M. CURIE . . . . Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD. . . . T Hautes températures.
CHAZY . . . . . T Mécanique rationnelle.
GAULT . . . . . Chimie (P. C. B.).
CROZE . . . . . Physique.
DUPONT. . . . . T Théories chimiques.
LANQUINE. . . . Géologie.
VALIRON . . . . Mathématiques générales.

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A Monsieur P. A. DANGEARD

Président de l'Académie des Sciences
Professeur honoraire de Botanique à la Sorbonne

Hommage de profonde gratitude.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551624_0045

A Monsieur L. BLARINGHEM

Membre de l'Institut
Professeur de Botanique à la Sorbonne et à l'Ecole Normale Supérieure

Hommage respectueux et reconnaissant.

A MES PARENTS

A MA FEMME ET A MA FILLE

Témoignage de ma profonde affection.

PRÉFACE

Nous commençons par exprimer notre profonde et respectueuse gratitude à M. P. A. Dangeard, Président de l'Académie des Sciences, Professeur honoraire de Botanique à la Sorbonne, qui a bien voulu nous accueillir dans son laboratoire et nous inspirer le sujet de ce travail pour lequel il ne nous a ménagé ni les directives ni les conseils.

Nous tenons aussi à témoigner notre reconnaissance à M. L. Blaringhem, Membre de l'Institut, Professeur de Botanique à la Sorbonne et à l'Ecole Normale Supérieure, pour le grand honneur qu'il nous a fait en acceptant de présider la soutenance de cette thèse.

Nous remercions bien vivement tous ceux qui nous ont facilité la tâche en nous procurant des échantillons : M. Guérin, Doyen de la Faculté de Pharmacie de Paris ; M. Bois, Professeur honoraire de Culture au Muséum ; M. Guillaumin, Professeur de Culture au Muséum ; M. Guinet, Chef de l'Ecole de Botanique du Muséum.

Nous adressons notre souvenir le plus cordial à M. Coupin, Maître de Conférences-adjoint honoraire de Botanique à la Sorbonne, MM. Buchet et Kühner, Assistants de Botanique à la Sorbonne, ainsi qu'à nos camarades de laboratoire : Mme Gavaudan, Mlle Wang, MM. Chow, Feng, Gavaudan, Katsikopoulos, Mao, Pelletier, Raymond.

Recherches sur l'Anatomie florale des Renonculacées

par Marcel BROULAND

INTRODUCTION

La plupart des botanistes qui ont étudié le système libéro-ligneux floral se sont surtout occupés des carpelles. Nous nous proposons dans ce travail de faire l'étude d'ensemble de l'anatomie florale des plantes de la famille des Renonculacées.

Nous partons des faisceaux du pédicelle, puis nous les suivons en détail dans leurs transformations ; nous faisons porter plus spécialement notre étude sur le passage des faisceaux pédicellaires dans les différentes pièces florales : nous n'étudions pas la course des faisceaux à l'intérieur de ces dernières, sauf chez les carpelles.

Chaque espèce est toujours étudiée suivant le même plan ci-contre :

1° étude des faisceaux pédicellaires ;
2° nervation des sépales ;
3° nervation des pétales ;
4° nervation des étamines ;
5° nervation des carpelles.

Nous donnons, autant que cela nous semble nécessaire, des séries de coupes transversales dans la fleur : en observant la succession des coupes et en les comparant, on arrive à se représenter assez bien dans l'espace la course des faisceaux. C'est d'ailleurs le meilleur procédé, car l'ana-

tomie florale étant très complexe chez les Renonculacées, les coupes longitudinales n'intéressent qu'un petit nombre de faisceaux ; elles peuvent servir tout au plus de complément à la succession des coupes transversales.

Quant aux schémas représentant longitudinalement tout le système libéro-ligneux floral développé sur un plan, ils sont obtenus à partir des coupes transversales et des coupes longitudinales. On ne peut leur demander de donner une idée exacte de la course des faisceaux floraux, leur construction est même impossible ou ne répond absolument à rien dans le cas d'une anatomie florale par trop complexe. Cependant ces schémas peuvent être utiles en constituant en quelque sorte un résumé de la course des faisceaux dans la fleur.

Les principaux buts poursuivis dans nos recherches sont les suivants :

1° étude proprement dite de la nervation des différentes pièces florales chez les Renonculacées ;

2° application des résultats ainsi obtenus à la systématique des Renonculacées ;

3° détermination de la valeur morphologique du disque du genre *Paeonia* et des carpelles chez tous les genres.

Remarque. — Notre travail ne comporte pas l'étude des fleurs doubles chez les Renonculacées, étude qui a d'ailleurs été faite par Smith G. H. Néanmoins, les Renoncules présentant assez souvent dans la nature un 6e pétale, nous en déterminerons l'origine et la nervation.

Remarque. — Dans nos recherches nous nous sommes occupés uniquement de la course des faisceaux floraux, et cela, en dehors de toute étude d'histologie : toutefois nous ferons une exception pour les trachéides que nous avons rencontrées dans plusieurs genres et qui feront l'objet d'un chapitre spécial.

HISTORIQUE

Nous dirons tout d'abord quelques mots d'une controverse ayant trait à la constitution de la fleur. En effet si tous les botanistes sont d'accord pour regarder le périanthe et l'androcée comme de nature appendiculaire, il n'en est pas de même du pistil, surtout lorsqu'il s'agit d'ovaires infères. A ce sujet nous nous trouvons en présence de deux théories : la théorie appendiculaire et la théorie axile.

1° Théorie appendiculaire.

L'axe n'entre pas dans la constitution du pistil, il est seulement le support des feuilles carpellaires. L'ovaire infère résulte de l'adhérence de sa paroi propre non au calice, mais à la gaine formée par la concrescence du calice, de la corolle et de l'androcée ; il est donc un appendice au même titre que les autres pièces florales. Cette théorie qui date de Linné, Gœthe et Pyrame De Candolle, a surtout été développée et mise en lumière par Van Tieghem.

2° Théorie axile.

L'axe prend une part importante dans la constitution de l'ovaire : soit qu'il s'étale en une coupe réceptaculaire, soit qu'il forme un placenta central, soit encore qu'il donne

Nota : Les numéros entre parenthèses sont ceux de l'index bibliographique.

directement un ovule. Les principaux partisans de cette théorie appartiennent à l'école allemande ; ce sont : Pfeffer, Schmitz, Barcianu, Magnus, Reuther.

Bien que des botanistes comme Cave, Huisgen, Gœbel aient tenté de concilier les deux théories, la question reste en suspens à l'heure actuelle. En ce qui concerne notre sujet, presque toutes les Renonculacées ayant un réceptacle floral convexe, nous aurons surtout l'occasion de nous occuper de cette controverse à propos des Pivoines qui sont les seules Renonculacées possédant un réceptacle floral concave.

Nous allons maintenant passer en revue très sommairement les principaux travaux d'anatomie florale suivant leur ordre chronologique : les uns se rapportant aux deux théories que nous venons d'exposer, les autres en dehors. Duchartre (29) en 1841 étudie la fleur et l'ovaire de l'*Œnothera suaveolens* ; il est partisan de la théorie axile, car selon lui, la columelle de l'ovaire est la continuation de l'axe. Trécul (89) en 1843 étudiant la structure du fruit des *Prismatocarpus*, aboutit à des conclusions analogues à celles de Duchartre.

Schleiden (80) en 1849 est également partisan de la théorie axile. Lestoubidois (53) en 1854 étudiant comme Duchartre la fleur de *Œnothera*, arrive à des conclusions opposées ; il est partisan de la théorie appendiculaire. Naudin (63) en 1855 dans son étude sur la fleur des Cucurbitacées est partisan de la théorie axile.

Payer (66) en 1857 distingue dans tout pistil une partie axile qui porte les ovules et une partie appendiculaire.

Van Tieghem (91) en 1867 publie un remarquable mémoire sur la structure du pistil et l'anatomie comparée de la fleur. Il expose et confirme la théorie appendiculaire dont nous avons donné les grandes lignes précédemment. Le même auteur a également étudié l'anatomie florale : des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées (92) en 1868 ; des Santalacées et des Primulacées (93) en 1869 ; des Rosa-

cées (94) en 1878 ; et enfin des Loranthacées (96) en 1896.

Nous trouvons ensuite toute une série de travaux se rapportant à la théorie axile. Ce sont : ceux de Pfeffer (67) en 1869 sur les Primulacées et les Ampélidées, de Magnus (59) en 1870 sur les Naias, de Schmitz (81) en 1872 sur les Pipéracées, de Barcianu (3) en 1874 sur les Onagrariées, de Reuther (71) en 1876 sur les Cucurbitacées et les Plombaginées.

Kœhne (47) en 1869 et Haenlein (41) en 1874 étudiant la fleur des Composées reviennent à la théorie appendiculaire, de même Warming (100) en 1877 dans son étude de l'ovule. Cave (24) en 1868 et Huisgen (44) en 1873 tentent de concilier les deux théories. Celakovsky (25) en 1874 critique les travaux de Van Tieghem.

Bonnier (12) en 1878 étudie le système vasculaire des nectaires, et dans son étude sur la Rose (13) en 1881 confirme les travaux de Van Tieghem. Gérard (35) en 1879 étudie l'anatomie florale des Orchidées.

Trécul (90) étudiant les Primulacées en 1881, revient à la théorie axile. Boutineau (16) en 1883 étudie l'anatomie florale des Rosacées : il est partisan de la théorie appendiculaire. Adlerz (1) en 1884 fait une étude anatomique des carpelles des Renonculacées. De même que Cave et Huisgen, Gœbel (36) en 1886 tente de concilier les théories appendiculaire et axile. Henslow (43) en 1891 étudie l'anatomie des pédicelles et la course des faisceaux de plusieurs familles ; il est partisan de la théorie appendiculaire. Lignier (54, 55) en 1896 explique les fleurs des Fumariacées et des Crucifères d'après leur anatomie.

Grelot (38) en 1897 étudie la course des faisceaux dans la fleur de nombreuses espèces de gamopétales bicarpellées. Il traite de l'influence de la zygomorphie, de la concrescence, de l'avortement des pièces florales sur la distribution des faisceaux libéro-ligneux. Il note que dans les feuilles florales, le liber se différencie avant le bois, quelquefois ce dernier peut même faire complètement défaut. En 1895

Dangeard P. A. (28) avait fait une remarque analogue au sujet des faisceaux libéro-ligneux de la tige. En 1898 Bessey (8) fait une étude comparative du pistil chez les Renonculacées, les Alismacées et les Rosacées. Nous trouvons ensuite en 1899 un travail très important de Pitard (68) sur les pédicelles floraux et fructifères.

Vidal (99) en 1900 dans son étude des gamopétales considère les ovaires infères comme mi-axiles, mi-appendiculaires.

Lonay (57) en 1901 étudie la structure des péricarpes et des spermodermes des Renonculacées, et Beille (5) en 1902 le développement floral des Disciflores.

Puis viennent les travaux de Guérin (39) sur l'anatomie de la fleur, du fruit et de la graine des Diptérocarpées, en 1911, et de Friedel (32) sur l'anatomie de la fleur de *Passiflora Caerulea* en 1914. En 1914 également, Busse (21) fait une étude comparative des sépales dans la famille des Renonculacées. La même année Berridge (7) étudie la structure des fleurs des *Fagaceae*. Mme Gatin (34) en 1920 étudie la structure du pédicelle et la course des faisceaux dans la fleur des Liliacées. Bechtel (4) étudie l'anatomie florale des Urticales en 1921, et Haber (40) celle du genre *Euphorbia* en 1925.

E. R. Saunders (72) en 1925 conclut à la nature appendiculaire de l'ovaire infère de *Begonia*. Mais cet auteur se base sur sa théorie personnelle du polymorphisme carpellaire, dans laquelle il considère les bords de la feuille carpellaire comme stériles et les faisceaux placentaires ou latéraux comme des dépendances du faisceau médian. Ce même auteur publie ensuite une série de travaux (72-79) où il applique sa théorie du polymorphisme carpellaire à différentes familles, parmi lesquelles ne figure pas celle des Renonculacées.

L'année suivante Bugnon (20) reprend l'étude anatomique de l'ovaire infère de *Begonia*, réfute l'opinion de E. R. Saunders et conclut que la paroi ovarienne de

Begonia est entièrement axile. Bugnon (18-19) combat également la théorie du polymorphisme carpellaire en ce qui concerne les Légumineuses et les *Drosera*.

En 1926 Smith G. H. (82) étudie l'anatomie florale d'un certain nombre de Renonculacées, en 1928 (83) ce même auteur étend son étude à d'autres Renonculacées, ainsi qu'aux Menispermacées, Calycanthacées, Annonacées. En 1928 également nous trouvons l'étude de l'anatomie florale des Salicacées par Fisher (31) et un important travail de Bonne G. (11) sur les Rosacées, comprenant l'étude du pédicelle, des articulations florales et de la course des faisceaux floraux ; d'après ce dernier auteur la coupe florale des Rosacées est d'origine entièrement appendiculaire ou partiellement réceptaculaire suivant les cas ; de plus dans la majorité des plantes de cette même famille les traces du gynécée (nervures médiane et placentaire des carpelles) proviennent de l'ultime division des faisceaux du réceptacle.

En 1929 Judson (46) étudie la morphologie et l'anatomie de la fleur du concombre ; il est partisan de la théorie appendiculaire.

En 1930 nous avons les études d'anatomie florale de Frotscher-Koch (33) sur les Composées, de Boothroyd (15) sur les Platanacées et de Kumazawa (49) sur les espèces japonaises du genre *Ranunculus*.

Enfin en 1931, Eames (30) publie un important travail d'anatomie florale se rapportant à plusieurs familles, et où il réfute la théorie du polymorphisme carpellaire de E. R. Saunders.

Anatomie des Renonculacées.

L'anatomie de la racine, de la tige et de la feuille chez les Renonculacées a été très étudiée par différents auteurs.

A ce point de vue, nous trouvons en 1885 les travaux de Marié (61) et de Meyer (62), puis ceux des botanistes de

l'école de Liège : Nihoul (64) en 1890, Mansion (60), Lenfant (52), Sterckx (86) en 1897, Goffart (37) en 1900, et enfin celui de Worsdell (103) en 1908.

Le pédicelle a surtout été étudié par Marié (61) en 1885 et Pitard (68) en 1899. Lignier (56) en 1906 et Worsdell (103) en 1908 ont étudié le pédicelle de quelques espèces. Les travaux ayant trait à l'anatomie florale proprement dite sont les suivants. Adlerz (1) en 1884 étudie l'anatomie du carpelle et du fruit. Henslow (43) en 1891 étudie le pédicelle et la course des faisceaux dans la fleur chez plusieurs familles : en ce qui concerne les Renonculacées, son étude porte seulement sur quelques espèces. Bessey (8) en 1898 fait une étude comparative du pistil chez les Renonculacées, les Alismacées et les Rosacées. En 1901, Lonay (57), de l'école de Liége, publie un important travail sur la structure des péricarpes et des spermodermes des Renonculacées. Busse (21) en 1914 fait une étude comparative des sépales chez les Renonculacées. Smith G. H. (82-83) en 1926-1928 étudie la course des faisceaux chez 17 espèces de Renonculacées. En 1928 Parkin (65) fait une étude du pétale dans le genre *Ranunculus*. En 1930, Kumazawa (49) publie un travail sur les Renoncules du Japon, ayant trait à l'anatomie de la racine, de la tige, de la feuille et de la fleur. Enfin en 1931 Eames (30) dans son travail sur la réfutation de la théorie du polymorphisme carpellaire de Saunders, étudie l'anatomie vasculaire des carpelles de plusieurs familles, parmi lesquels quelques-uns de la famille des Renonculacées.

TECHNIQUE

Les traités de technique que nous avons consultés étant assez peu précis en ce qui concerne l'anatomie végétale, nous indiquerons avec quelques détails la technique que nous avons suivie dans nos recherches. Tout d'abord, lorsque la course des faisceaux atteint le degré de complexité que l'on rencontre chez les Renonculacées, seule la méthode des coupes en série permet d'en faire l'étude détaillée.

On commence par vider la fleur dans l'eau de javel, car des coupes faites avec des fleurs non vidées seraient difficilement lisibles, l'étude de la course des petits faisceaux serait même impossible. Comme à la suite du bain d'eau de javel, la fleur sera devenue assez fragile, on aura rogné auparavant les sépales et les pétales, qui risqueront moins de se détacher au cours des manipulations ultérieures.

La durée du bain d'eau de javel varie avec le degré de maturité et le volume de la fleur ; de plus les fleurs fraîchement cueillies se vident beaucoup plus facilement que celles qui ont été conservées un certain temps dans l'alcool.

Voici à ce sujet quelques indications concernant des genres différents :

Thalictrum	4 h. à 6 h.
Ranunculus	8 h. à 12 h.
Anemone nemorosa....	8 h. à 12 h.
Anemone sylvestris.....	16 h. à 20 h.
Nigella	10 h. à 15 h.
Clematis	15 h. à 20 h.
Helleborus.....	20 h. à 24 h.
Paeonia.....	30 h. à 36 h.

Il est très important de ne pas trop prolonger la durée du bain d'eau de javel, car, d'une part on obtiendrait des coupes déformées et d'autre part les substances d'imprégnation qui permettent la coloration des tissus lignifiés seraient détruites et toute coloration de ces éléments serait alors impossible. Or il ne saurait être question de faire une étude détaillée de la course des faisceaux de la fleur au moyen de coupes dont les éléments lignifiés ne seraient pas colorés. On conçoit donc facilement que dans bien des cas, il faille opérer par tâtonnements.

Voici cependant un moyen sûr qui permet de se rendre compte que l'on n'a pas dépassé le moment où les tissus lignifiés ne pourraient plus être colorés : lorsque la fleur, devenue presque entièrement blanche, présente encore quelques points — ou même un seul — colorés en brun, c'est-à-dire des parties de la fleur, si minimes soient-elles, incomplètement vidées, on peut être certain de ne pas avoir dépassé le moment où la coloration de tous les éléments lignifiés est encore possible.

On peut donc retirer les fleurs à ce moment, ou bien on prolongera le bain d'eau de javel jusqu'à ce que les derniers points bruns soient complètement disparus ; dans ce cas, aussitôt le résultat cherché obtenu, retirer les fleurs sans tarder.

Remarque I.

En ce qui concerne les éléments cellulosiques, la durée du bain d'eau de javel demande beaucoup moins de précision, car ils conservent beaucoup plus longtemps que les éléments lignifiés, leur aptitude à être colorés par les différents réactifs.

Remarque II.

Il est souvent difficile de vider d'une façon satisfaisante les carpelles si l'on ne prolonge pas la durée du bain d'eau de javel d'une façon excessive. Dans les genres où les

carpelles renferment de nombreux ovules, on peut sectionner leur partie supérieure ; non seulement les carpelles ainsi traités se vident plus facilement, mais l'imprégnation des tissus par la paraffine est aussi beaucoup plus facile.

Au sortir du bain d'eau de javel, nous lavons les fleurs pendant quelques heures dans de l'eau additionnée de quelques gouttes d'acide acétique.

Ensuite on passe par l'alcool absolu, le toluène et le bain de paraffine suivant la technique habituelle. Lorsque les fleurs sont dans l'alcool absolu, on passe à la trompe pour enlever les bulles d'air.

Dans la plupart des cas nous nous sommes servis de paraffine fondant à 54°-56° ; cependant pour certaines fleurs assez volumineuses comme celles des Pivoines, ou particulièrement riches en éléments lignifiés comme celles des Clématites, nous avons employé une paraffine dure fondant à 60°-62°, car dans ces deux derniers cas, avec une paraffine d'une dureté moyenne, on eut obtenu des coupes complètement déchirées et inutilisables.

Après avoir été déparaffinées et passées à l'alcool suivant la technique habituelle, toutes nos coupes en série ont été colorées par la méthode de double coloration au vert d'iode et au carmin aluné.

Cependant, dans les livres de technique que nous avons consultés, cette méthode ne figure jamais parmi celles qui sont applicables aux coupes en série. Or elle donne d'excellents résultats avec les coupes en série, à condition toutefois de tenir compte des indications suivantes :

Tout d'abord les durées des bains dans les deux colorants en question sont plus longues qu'avec des coupes faites à la main.

Les durées des deux bains sont les suivantes :

vert d'iode	2 à 5 minutes
carmin aluné	20 à 30 minutes

D'autre part l'excès de vert d'iode doit être enlevé au

moyen de l'alcool à 30° ou 40°, car l'alcool à 95° donnerait des différenciations trop brutales, qui pourraient même aboutir à faire disparaître toute coloration des éléments lignifiés. Cette méthode donne des colorations rapides et durables. En ce qui concerne la microphotographie, la coloration au carmin ne donne pas des résultats particulièrement brillants. Pour obtenir de bonnes microphotographies on peut colorer simplement au vert d'iode, en faisant suivre d'un simple lavage à l'eau sans différenciation par l'alcool. Les tissus cellulosiques restent alors suffisamment colorés par le vert d'iode, et comme la coloration des tissus lignifiés est beaucoup plus intense, ces derniers ressortent assez bien par rapport aux premiers. Après coloration, les préparations sont lavées à l'eau. Les coupes étant bien collées, il n'est nullement nécessaire de passer par l'alcool absolu et le xylol avant de monter au baume, il suffit simplement de laisser sécher les préparations sur l'étuve pendant 15 à 30 minutes.

Remarque. — Lorsqu'il s'agit de coupes faites à la main, c'est-à-dire de coupes non collées, ce dernier procédé de déshydratation n'est pas applicable ; le passage par l'alcool absolue et le xylol avant de monter au baume est alors nécessaire.

RECHERCHES SUR L'ANATOMIE FLORALE DES RENONCULACÉES

D'après les résultats de notre travail, nous suivrons dans notre exposé une classification originale, d'ailleurs voisine de celle de Engler et Prantl. Elle en diffère, d'une part, au point de vue de l'ordre des tribus et des genres et, d'autre part, par le maintien de la tribu des Renonculées. Dans la classification de ces auteurs en effet le genre *Ranunculus* (englobant également les genres *Ceratocephalus* et *Ficaria*) est placé dans la tribu des Anémonées.

Nous diviserons donc la famille des Renonculacées en 4 tribus : Helléborées, Anémonées, Renonculées, Paeoniées.

La répartition des genres dans ces différentes tribus sera la suivante :

Tribu des Helléborées : *Aquilegia* L., *Nigella* L., *Garidella* L., *Helleborus* L., *Eranthis* Salisb., *Delphinium* L., *Aconitum* L., *Trollius* L., *Caltha* L., *Actaea* L., *Isopyrum* L.

Tribu des Anémonées : *Adonis* L., *Anemone* L., *Clematis* L., *Thalictrum* L., *Myosurus* L.

Tribu des Renonculées : *Ranunculus* L., *Ceratocephalus* Moench, *Ficaria* Dill.

Tribu des Paeoniées : *Paeonia* L.

Dans notre conclusion, nous apporterons d'ailleurs quelques rectifications à cette classification.

Notre étude ne porte pas sur les genres suivants : *Glaucidium* Sieb et Zucc., *Hydrastis* L., *Callianthemum* C. A.

Mey., *Leptopyrum* Reichb., *Coptis* Salisb., *Xanthorrhiza* Marsh, *Anemonopsis* Sieb. et Zucc., *Oxygraphis* Bunge, *Trautvetteria* Fisch. et Mey., *Hamadryas* Comm., *Naravelia* D. C., *Cimicifuga* L., *Knowltonia* Salisb., *Calathodes* Hook., *Botrophis* Rafin.

Chapitre I.

TRIBU DES HELLÉBORÉES

Genre *Aquilegia* L.

Espèces étudiées : *Aquilegia vulgaris* L., *Aquilegia canadensis* L., *Aquilegia glandulosa* Fisch. et Mey., *Aquilegia flavescens* S. Wats., *Aquilegia longissima* A. Gray, *Aquilegia chrysantha* A. Gray.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

Avant d'aborder l'étude de la course des faisceaux floraux dans chaque genre, nous rappellerons très sommairement les grandes lignes de leur morphologie florale.

Les fleurs des Ancolies sont régulières : le calice comprend 5 sépales et la corolle 5 pétales en forme de cornet alternant avec les sépales. L'androcée se compose de nombreuses étamines disposées sur 10 séries rayonnantes répondant : 5 aux sépales et 5 aux pétales. Les dernières étamines ou staminodes sont réduites à des languettes aplaties. Le gynécée ou pistil est formé de 5 carpelles placés en face des pétales. Les carpelles sont libres, chacun d'eux renferme de nombreux ovules anatropes horizontaux disposés sur deux rangées verticales.

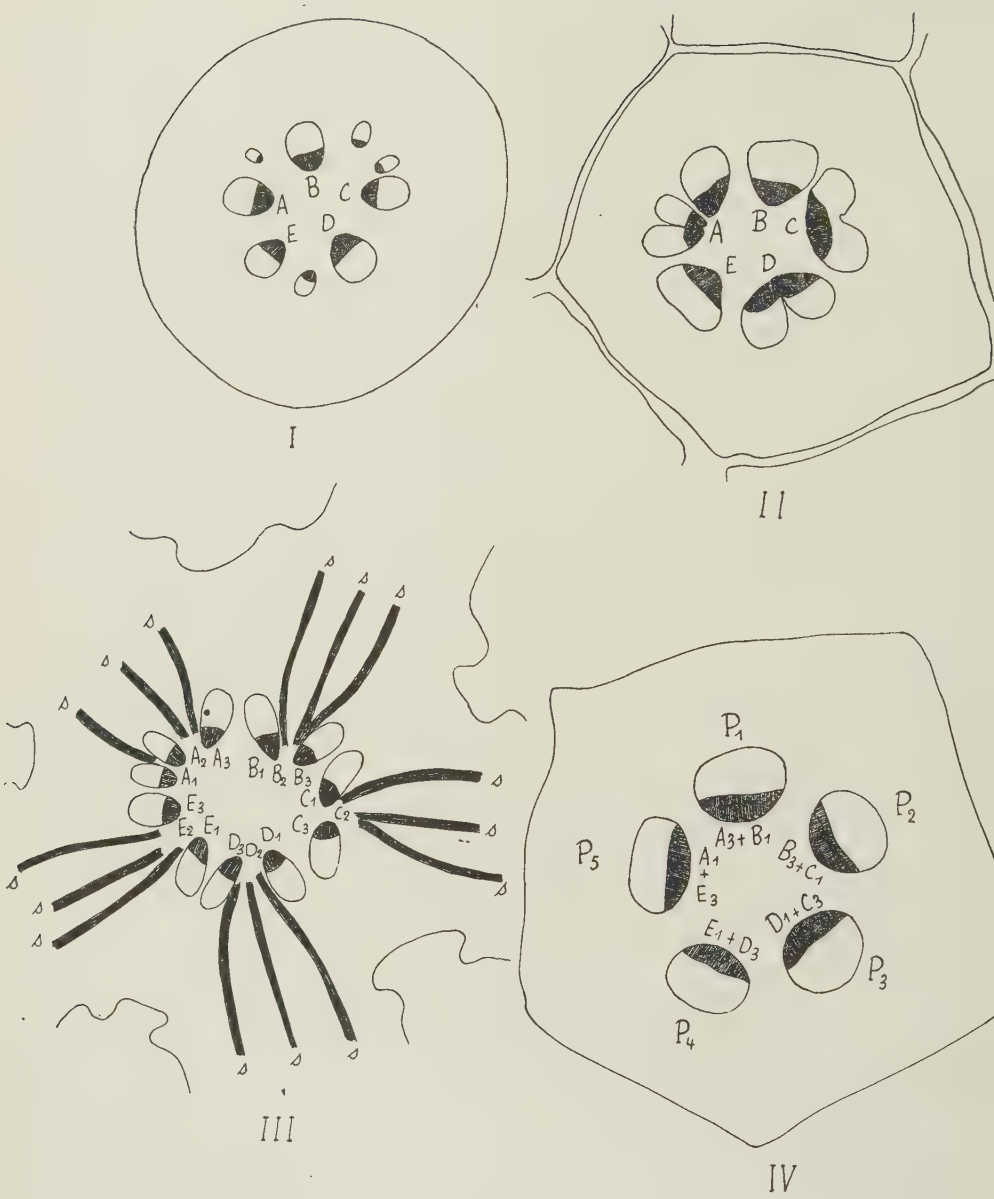


FIG. 1. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, au-dessus du niveau des sépales.
s, faisceau sépalaire.

Nota : Les dessins des figures ont été exécutés pour la plupart à la chambre claire et légèrement schématisés.

Course des faisceaux floraux.

Aquilegia vulgaris L.

La course des faisceaux floraux étant exactement semblable chez toutes les espèces que nous avons citées plus haut, il nous suffira seulement d'étudier l'une d'entre elles *A. vulgaris*.

Le pédicelle renferme 5 gros faisceaux sensiblement égaux : A, B, C, D, E accompagnés de quelques autres beaucoup plus petits et en nombre variable (Fig. 1, I et Pl. I, Fig. 1). Les faisceaux A, B, C, D, E sont les faisceaux caulinaires : nous entendons par faisceaux caulinaires les faisceaux du pédicelle les plus importants qui, par leurs transformations successives, fournissent les faisceaux des différentes pièces florales.

Quant aux petits faisceaux, ils jouent un rôle très effacé : en effet ils se fusionnent avec les faisceaux caulinaires plus ou moins rapidement : nous les désignerons sous le nom de faisceaux secondaires.

Remarque. — On peut trouver des pédicelles renfermant 4 faisceaux caulinaires, dans ce cas l'un d'eux ne tarde pas à se subdiviser, rétablissant ainsi le nombre de 5 faisceaux caulinaires.

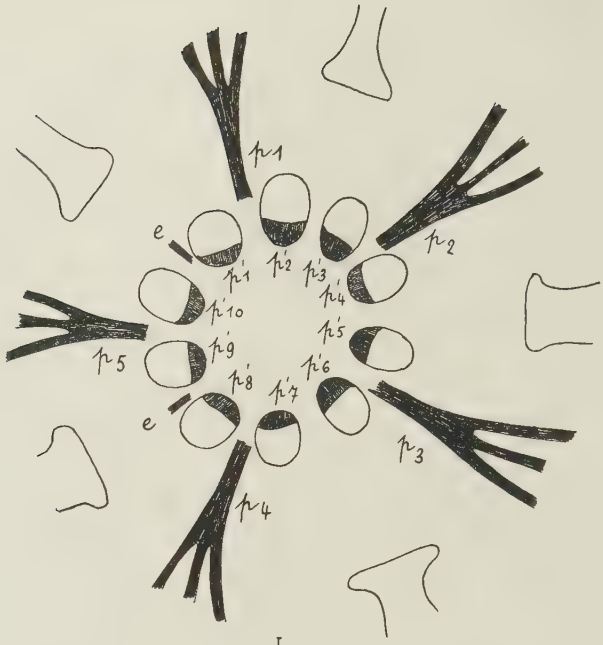
Les faisceaux caulinaires se divisent en 3 faisceaux : 1 faisceau central et 2 faisceaux latéraux (Fig. 1, II et III).

Ces divisions sont indiquées dans le tableau suivant :

$$A \left\{ \begin{array}{l} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{array} \right. \qquad B \left\{ \begin{array}{l} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{array} \right. \qquad C \left\{ \begin{array}{l} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{array} \right. \qquad D \left\{ \begin{array}{l} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{array} \right. \qquad E \left\{ \begin{array}{l} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{array} \right.$$

Les faisceaux numérotés par l'indice 2 sont les faisceaux centraux ; les faisceaux numérotés par les indices 1 et 3 sont les faisceaux latéraux.

Nota : Les planches sont constituées par des microphotographies qui sont placées après l'index bibliographique.



I

II

Fig. 2. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des pétales ; II, au niveau des étamines.

p, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal.

Le plus souvent les faisceaux centraux se désagrègent en donnant chacun 3 faisceaux qui sont les faisceaux sépalaires *s* correspondant à l'un des sépales. Nous entendons par faisceau sépalaire tout faisceau qui se forme en un point distinct de la couronne des faisceaux pédicellaires et qui se rend dans un sépale. Chaque sépale est donc innervé par 3 faisceaux sépalaires (Fig. 1, III et Pl. I, Fig. 2).

Il peut arriver que le faisceau central ne donne que 2 faisceaux sépalaires (cas des faisceaux A_2 et B_2), le 3e faisceau sépalaire est alors fourni : soit par un faisceau latéral (cas du faisceau A_2) soit par la division de l'un des faisceaux sépalaires (cas du faisceau B_2) (Fig. 1, III). Après le départ du faisceau sépalaire auquel il donne naissance, le faisceau A_1 se reforme presque immédiatement.

Au-dessus du niveau des faisceaux sépalaires, les faisceaux latéraux se fusionnent deux à deux pour reconstituer 5 gros faisceaux : P_1, P_2, P_3, P_4, P_5 (Fig. 1, IV). La formation de ces faisceaux est la suivante : $A_3 + B_1 = P_1$; $B_3 + C_1 = P_2$; $C_3 + D_1 = P_3$; $D_3 + E_1 = P_4$; $E_3 + A_1 = P_5$.

De même que les faisceaux caulinaires, les faisceaux P_1, P_2, P_3, P_4, P_5 se divisent en 3 faisceaux : un faisceau central et deux faisceaux latéraux (Fig. 2, I).

Le tableau ci-contre indique ces divisions :

$$P_1 \left\{ \begin{array}{l} p'_1 \\ p_1 \\ p'_2 \end{array} \right. \qquad P_2 \left\{ \begin{array}{l} p'_3 \\ p_2 \\ p'_4 \end{array} \right. \qquad P_3 \left\{ \begin{array}{l} p'_5 \\ p_3 \\ p'_6 \end{array} \right. \qquad P_4 \left\{ \begin{array}{l} p'_7 \\ p_4 \\ p'_8 \end{array} \right. \qquad P_5 \left\{ \begin{array}{l} p'_9 \\ p_5 \\ p'_{10} \end{array} \right.$$

Les faisceaux centraux p_1, p_2, p_3, p_4, p_5 ne sont autre chose que les 5 faisceaux pétalaires.

Nous entendons par faisceau pétalaire tout faisceau qui se forme en un point distinct de la couronne des faisceaux de l'axe floral et qui se rend dans un pétale. Chaque pétale est donc innervé par un seul faisceau pétalaire, qui

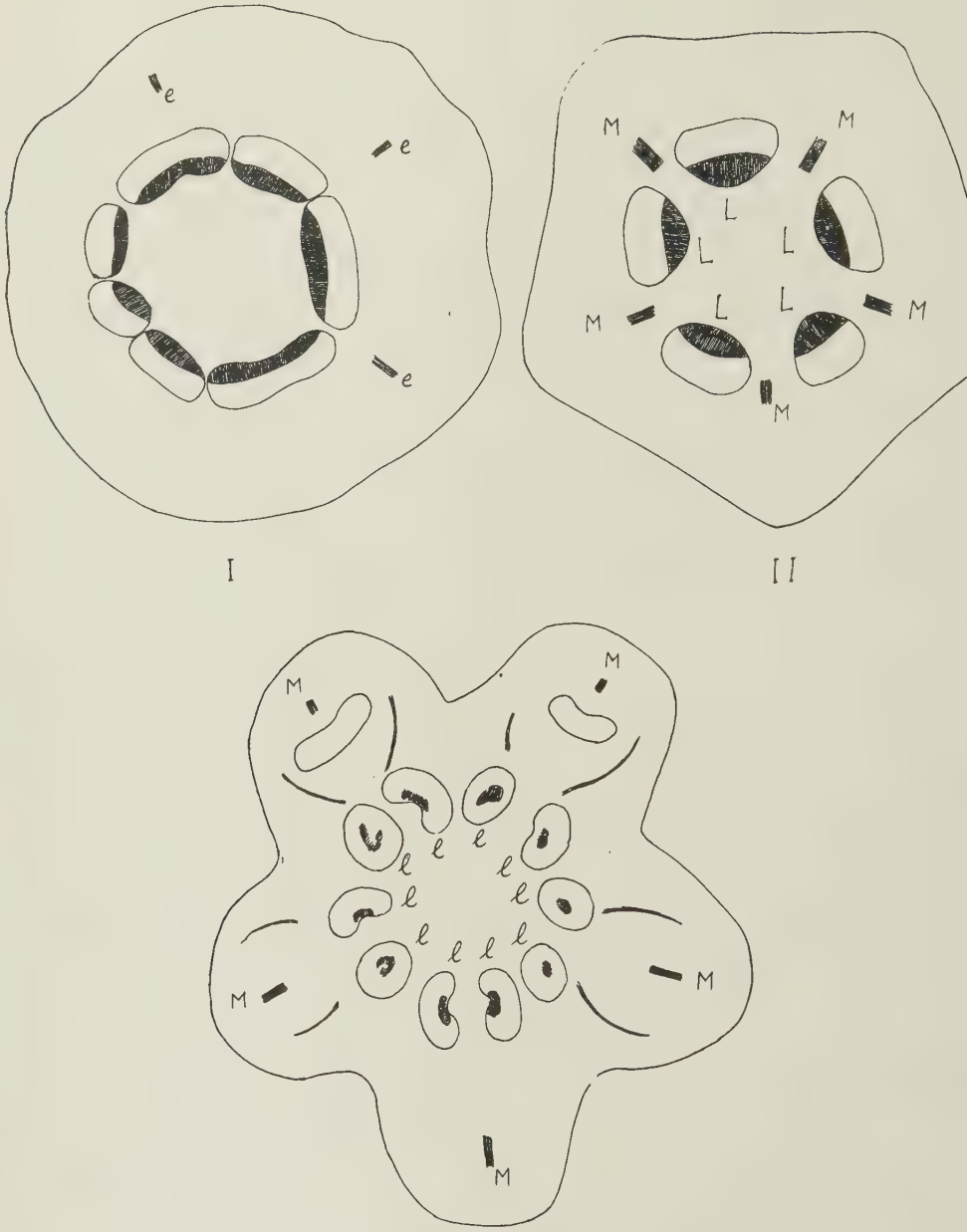


Fig. 3. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des dernières étamines ; II, à la base des carpelles ; III, à un niveau plus élevé.

L, faisceau carpellaire prélatéral ; *l*, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

d'ailleurs se divise très tôt en trois branches principales (Fig. 2, I et Pl. I, Fig. 3).

Quant aux 10 faisceaux latéraux p'_1, p'_2, p'_3, p'_4, p'_5, p'_6, p'_7, p'_8, p'_9, p'_{10}, ils poursuivent leur course et envoient vers la périphérie aux dépens de l'une de leurs parties latérales — toujours la même — une série de faisceaux qui sont les faisceaux staminaux *e* (Fig. 2, I, II et Pl. I, Fig. 4). Par analogie avec les faisceaux sépalaire et pétalaire, nous entendons par faisceau staminal tout faisceau qui se forme en un point distinct de la couronne des faisceaux de l'axe floral et qui se rend dans une étamine.

Les 10 faisceaux latéraux correspondent donc aux 10 séries rayonnantes d'étamines. Quelques faisceaux staminaux — surtout parmi les premiers — sont formés aux dépens de deux faisceaux latéraux adjacents (cas du faisceau staminal *e'*, Fig. 2, II). La même figure montre que l'émission des faisceaux staminaux se fait à une cadence assez rapide.

Au niveau des dernières étamines dont la nervation ne présente d'ailleurs rien de particulier, nous voyons tout d'abord les faisceaux de l'axe floral se fusionner pour former un anneau libéro-ligneux presque continu (Fig. 3, I et Pl. I, Fig. 5). Cet anneau se désagrège ensuite pour donner 5 gros faisceaux *L* alternant avec 5 faisceaux plus petits *M* (Fig. 3, II et Pl. I, Fig. 6).

Nous sommes ici au début de la formation des 5 carpelles.

Les faisceaux *M* qui ne tardent pas à gagner la périphérie de l'axe floral sont les faisceaux carpellaires médians ; les faisceaux *L*, que nous appellerons faisceaux carpellaires prélatéraux et qui restent à leur place dans l'axe floral, se divisent chacun en deux faisceaux, formant ainsi les faisceaux carpellaires latéraux *l* (Fig. 3, III et Pl. II, Fig. 1). Chaque carpelle est innervé par 3 faisceaux : un faisceau médian *M* et deux faisceaux latéraux *l*.

Les faisceaux latéraux tournent ensuite sur eux-mêmes

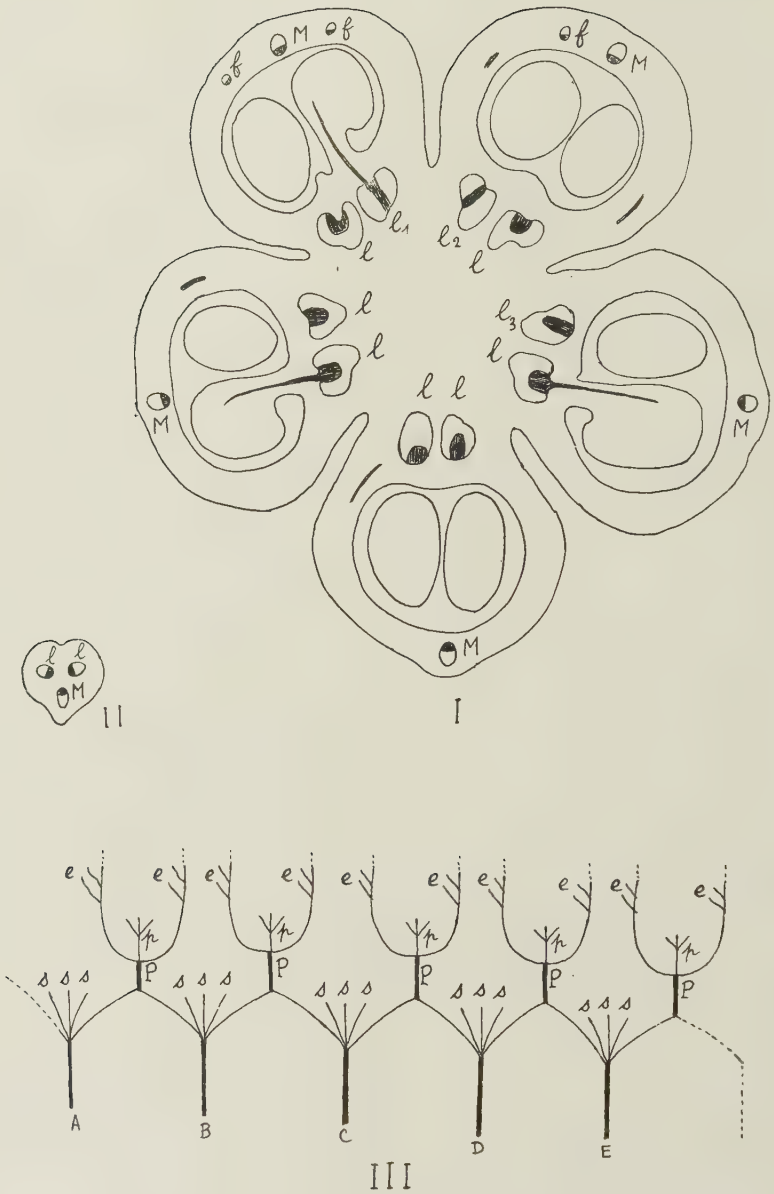


Fig. 4. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de la fleur au niveau des carpelles : I ; coupe transversale du style : II ; course longitudinale des faisceaux floraux : III (montrant la formation des faisceaux sépalaires, pétalaires et staminaux ; mêmes lettres que pour les figures précédentes).

de façon à se présenter leurs trachées, pendant ce temps le parenchyme se creuse entre ces mêmes faisceaux et le faisceau médian pour former la cavité ovarienne (Fig. 3, III et Pl. II, Fig. 2).

La figure 4, I représente les 5 carpelles complètement constitués alors qu'ils sont sur le point de s'individualiser. On constate que le mouvement de rotation des faisceaux latéraux s'est poursuivi, puisque leurs trachées occupent maintenant une position diamétralement opposée à la position primitive dans l'axe floral. Cette rotation des faisceaux latéraux sur eux-mêmes se retrouve chez tous les genres de la tribu des Helléborées.

Nous remarquons que certains faisceaux latéraux : l_1, l_2, l_3, (Fig. 4, I) tendent d'une façon très nette à se subdiviser en deux. Nous retrouverons cette particularité, qui n'a été signalée par aucun auteur à notre connaissance, complètement réalisée chez l'espèce *Nigella diversifolia* et dans le genre *Aconitum*. Les faisceaux latéraux se mettent en relation avec le faisceau médian par de nombreuses branches transversales.

Ces branches transversales peuvent donner des faisceaux qui se relèvent longitudinalement : c'est ainsi que se forment les petits faisceaux *f* qui accompagnent les autres faisceaux carpellaires (Fig. 4, I).

Dans le style nous trouvons 3 faisceaux qui ne sont autres que le faisceau médian et les deux faisceaux latéraux prolongés (Fig. 4, II).

La figure 4, III représente schématiquement et développée sur un plan une partie de la course des faisceaux floraux. Ce schéma a été construit au moyen des coupes transversales — les lettres du schéma correspondent à celles des coupes transversales.

Au cours de notre travail nous construirons des schémas similaires pour d'autres espèces, en nombre d'ailleurs assez limité, car nous estimons qu'à eux seuls, ils ne peuvent donner une idée suffisamment exacte de la course

des faisceaux floraux, lorsque celle-ci atteint un certain degré de complexité.

De cette étude sur le genre *Aquilegia* nous conclurons que la formation des faisceaux des différentes pièces florales aux dépens des faisceaux pédicellaires se fait suivant un plan bien déterminé de sorte que, dans l'ensemble, la course des faisceaux floraux nous apparaît comme régulière, concordant en cela avec la morphologie florale.

Remarque. — La course des faisceaux floraux chez *A. canadensis* L. a été étudiée par Smith (82) et Eames (30) ce dernier auteur s'occupant surtout des carpelles. Nos résultats sont analogues à ceux de ces auteurs, excepté en ce qui concerne la formation des faisceaux staminaux. Nous avons vu en effet qu'après le départ des faisceaux pétalaires, les faisceaux staminaux étaient fournis par les parties latérales des faisceaux *p'* qui continuent leur course dans l'axe floral (Fig. 2, II et Pl. I, Fig. 4). Ce processus de formation des faisceaux staminaux que nous avons étudié chez *A. vulgaris* est le même pour les autres espèces que nous avons examinées et parmi lesquelles se trouve *A. canadensis*. Or pour Smith, les faisceaux *p'* adjacents se fusionnent deux à deux pour former des faisceaux qui donnent des faisceaux staminaux aux dépens de leur partie centrale tandis que leurs parties latérales se fusionnent à leur tour pour donner des faisceaux staminaux suivant le même processus et ainsi de suite.

Remarque. — Au cours de notre exposé nous emploierons presque toujours les abréviations suivantes : faisceau médian, faisceau prélatéral, faisceau latéral, au lieu de : faisceau carpellaire médian, faisceau carpellaire prélatéral, faisceau carpellaire latéral.

Genre *Nigella* L.

Espèces étudiées : *Nigella sativa* L., *Nigella hispanica* L., *Nigella orientalis* L., *Nigella diversifolia* Franch., *Nigella damascena* L.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

Chez les Nigelles le calice comprend 5 sépales et la corolle 8 pétales en forme de cornet. Sur les 5 sépales, 2 ont chacun un pétale qui leur est superposé, tandis que les 3 autres en ont deux. Les étamines en ordre spiralé sont disposées sur 8 séries rayonnantes qui aboutissent aux pétales. Les carpelles en nombre variable, le plus souvent 4 et 5, ne répondent exactement ni aux sépales, ni à leurs intervalles ; ils sont libres seulement à leur partie supérieure. Comme dans le genre *Aquilegia*, les ovules sont disposés dans chaque carpelle sur deux séries verticales : nous retrouvons d'ailleurs cette disposition chez tous les genres de la tribu des Helléborées.

Courses des faisceaux floraux.

Nous étudierons en détail la course des faisceaux floraux des espèces suivantes : *N. sativa*, *N. diversifolia*, *N. damascena*.

Nigella sativa L.

Le pédicelle renferme 5 faisceaux caulinaires sensiblement égaux : A, B, C, D, E qui alternent avec un nombre égal de faisceaux secondaires beaucoup plus petits (Fig. 5, I). Au fur et à mesure que l'on se rapproche du niveau des sépales, les faisceaux caulinaires grossissent considérablement, cependant qu'apparaissent à la périphérie de l'axe floral les faisceaux sépalaires *s* (Fig. 5, II). Les faisceaux sépalaires font donc un angle aigu avec les

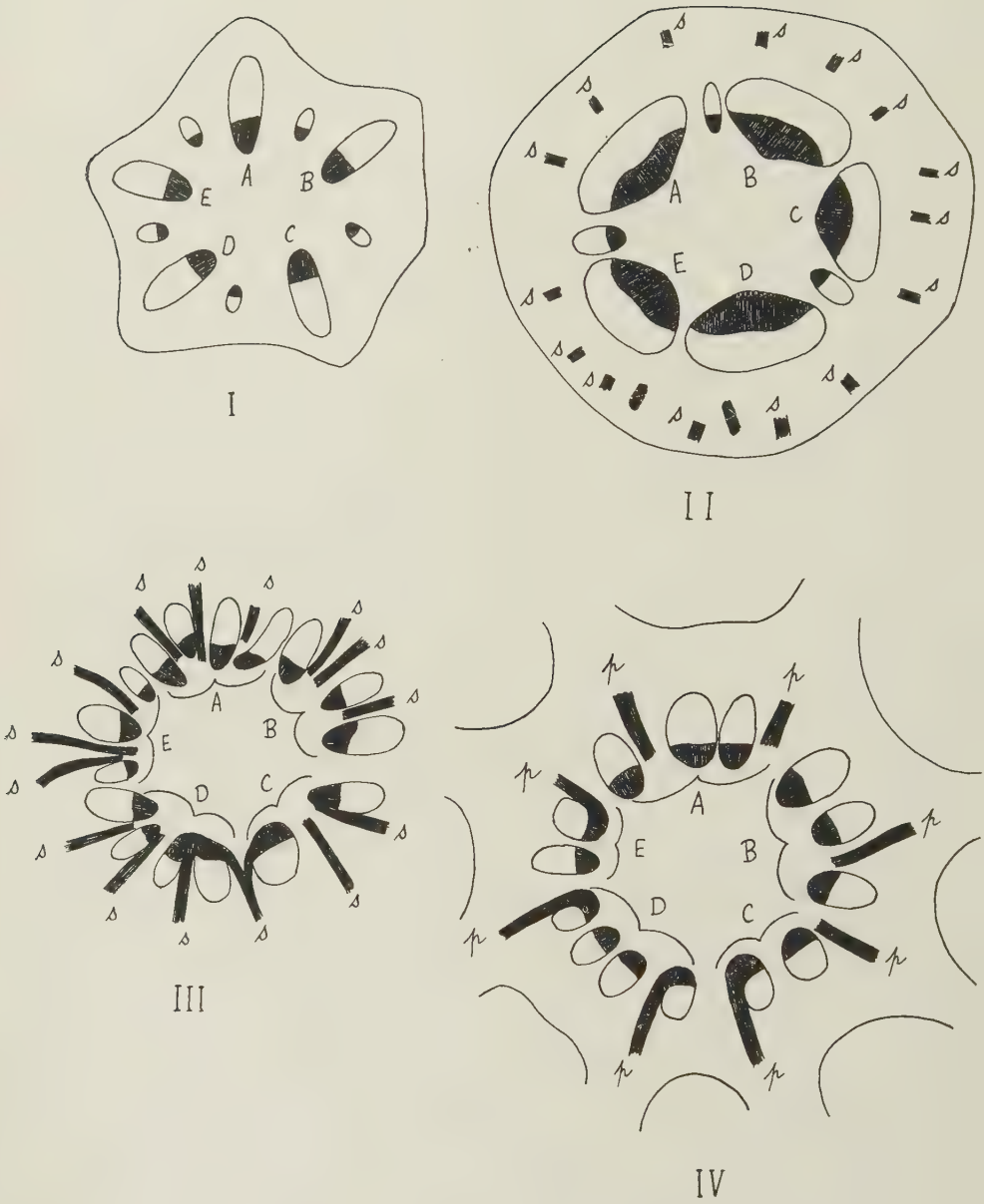


Fig. 5. — *Nigella sativa* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des pétales.

s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire.

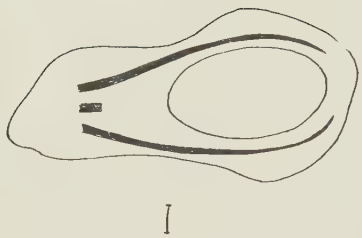
faisceaux pédicellaires au lieu de former un angle droit ou obtus comme cela se produit généralement ; nous désignons de tels faisceaux sous le nom de faisceaux récurrents. Nous voyons ensuite les faisceaux caulinaires se diviser en un nombre variable et assez élevé de faisceaux : parmi ceux-ci, les uns gagnent la périphérie et constituent les faisceaux sépalaires, les autres continuent leur course sans changer de place (Fig. 5, III). Ces derniers faisceaux donnent naissance aux faisceaux pétalaires *p* soit directement, soit après s'être divisés ou fusionnés (Fig. 5, IV).

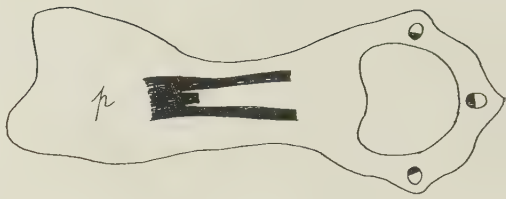
Contrairement à ce que nous avons vu dans le genre précédent la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires se fait sans ordre déterminé. Comme dans le genre *Aquilegia*, par contre, chacun des 5 sépales est innervé par 3 faisceaux sépalaires et chacun des 8 pétales par un seul faisceau pétalaire.

Les faisceaux pétalaires se divisent en trois branches principales (Fig. 6, I, II) ; nous retrouvons cette division chez tous les genres de la famille des Renonculacées et nous la considérerons d'une façon générale comme caractéristique des faisceaux pétalaires.

Selon Baillon (2) la corolle des Nigelles comprendrait en réalité 5 pétales dont 3 se seraient dédoublés d'où le nombre de 8 pétales. Or la Fig. 5, IV montre les 8 faisceaux pétalaires, très espacés les uns des autres et provenant de faisceaux de l'axe floral absolument distincts. Il y a donc 8 faisceaux pétalaires tout à fait caractérisés et partant 8 pétales distincts ; c'est pourquoi nous ne pensons pas qu'il soit nécessaire de considérer des pétales dédoublés dans l'interprétation de la corolle des Nigelles.

Les Fig. 6, III et la Fig. 7 montrent la formation des faisceaux staminaux *e* correspondant aux 8 séries rayonnantes d'étamines. De même que dans le genre *Aquilegia* les faisceaux de l'axe floral forment les faisceaux staminaux aux dépens de l'une de leur partie latérale et toujours la même. Dans la Fig. 6, III nous voyons la forma-





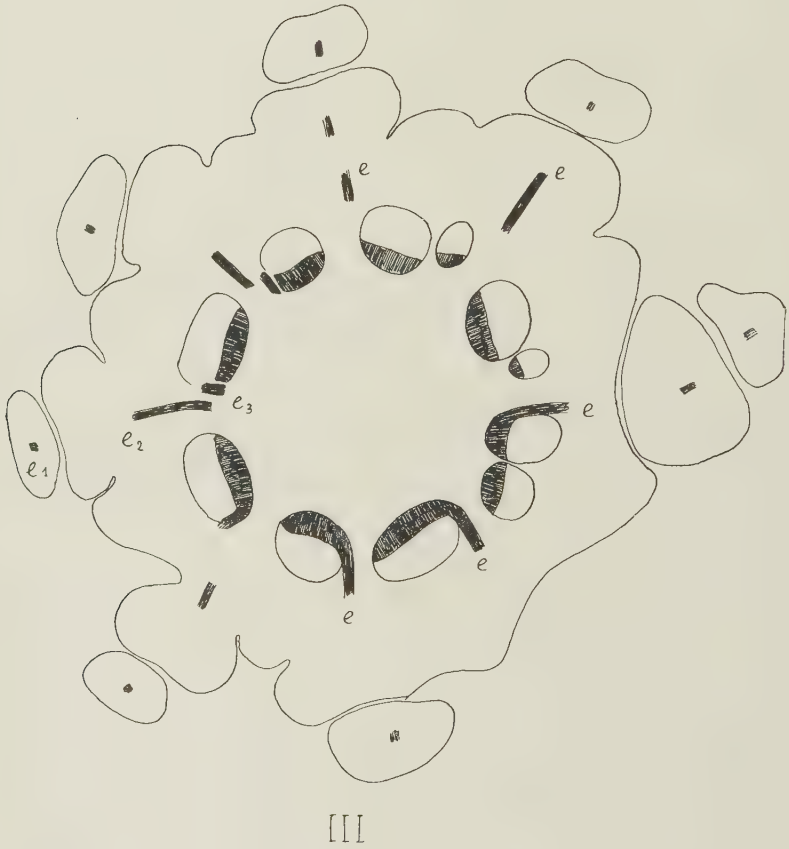


Fig. 6. — *Nigella sativa* L. Coupes transversales de pétales : I et II ; coupe transversale de la fleur au niveau des étamines inférieures : III.
e, faisceau staminal.

Fig. 7. — *Nigella sativa* L. Coupe transversale de la fleur au niveau des étamines.
e, faisceau staminal.

tion successive de trois faisceaux staminaux : e_1, e_2, e_3 par un faisceau de l'axe floral.

Au-dessus du niveau des dernières étamines les faisceaux de l'axe floral se fusionnent comme dans le genre *Aquilegia* pour former un anneau libéro-ligneux à peu près complet dont la désagrégation donne ensuite 7 gros faisceaux *L* alternant avec 7 faisceaux plus petits *M* (Fig. 8, I). Les faisceaux *L* et *M* sont les faisceaux carpellaires prélatéraux et médians, tels que nous les avons définis dans le genre *Aquilegia*.

Les carpelles sont au nombre de 7. Les faisceaux médians gagnent la périphérie de l'axe floral (Fig. 8, II) ; on peut remarquer dans cette dernière figure le bois assez réduit des faisceaux prélatéraux complètement entouré par le liber.

Contrairement à ce que nous avons vu dans le genre précédent la division des faisceaux prélatéraux en deux faisceaux latéraux est incomplète, elle intéresse seulement le bois. En effet le bois de chaque faisceau prélatéral se divise en deux petites masses ligneuses qui, étant donné la position dudit faisceau, innervent des ovules appartenant à deux carpelles voisins (Fig. 8, III et IV).

La course des faisceaux floraux de l'espèce *Nigella hispanica* est analogue à celle que nous venons de décrire, il en est de même pour *Nigella orientalis* sauf que chez cette dernière espèce le nombre des carpelles est moins élevé : le plus souvent 5.

Nigella diversifolia Franch.

L'organisation du pédicelle est quelque peu différente de celle de l'espèce précédente : la distinction des faisceaux caulinaires et des faisceaux moins importants n'est plus aussi facile. Il existe en réalité 5 faisceaux caulinaires A, B, D, E, G ; quant aux faisceaux H, C, F, tout en restant indivis et sans se fusionner avec les pre-

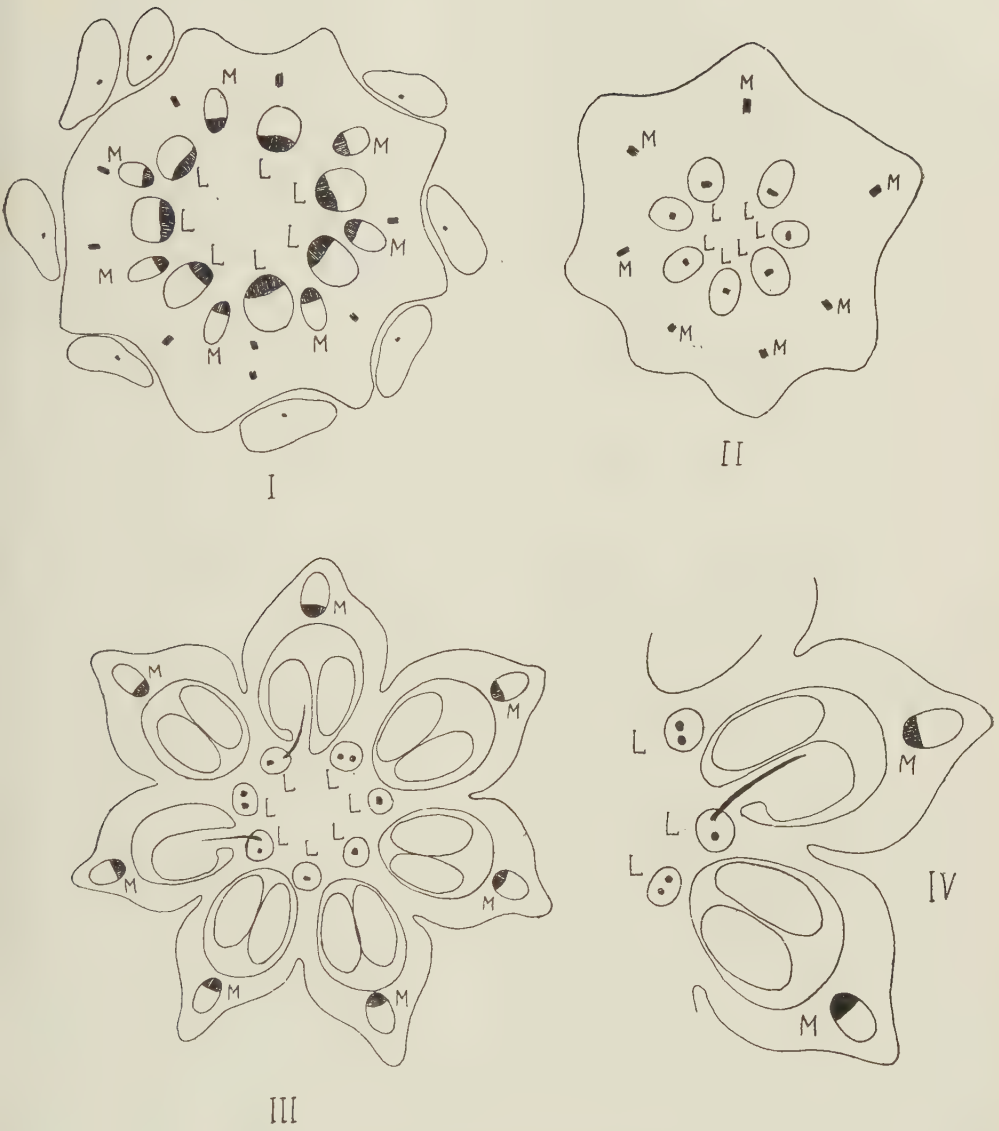


Fig. 8. — *Nigella sativa* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des dernières étamines ; II, à la base des carpelles ; III et IV, au niveau des carpelles.

L, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

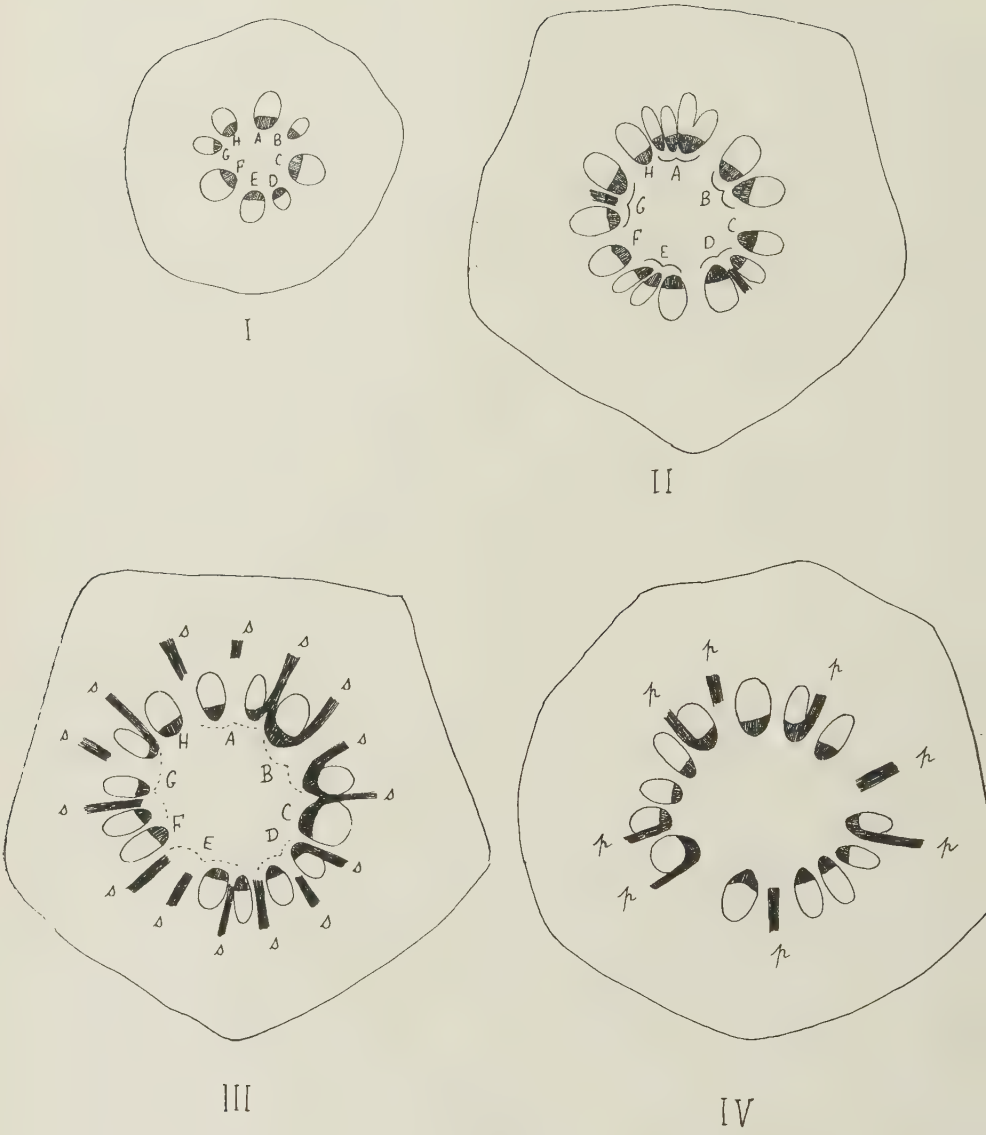


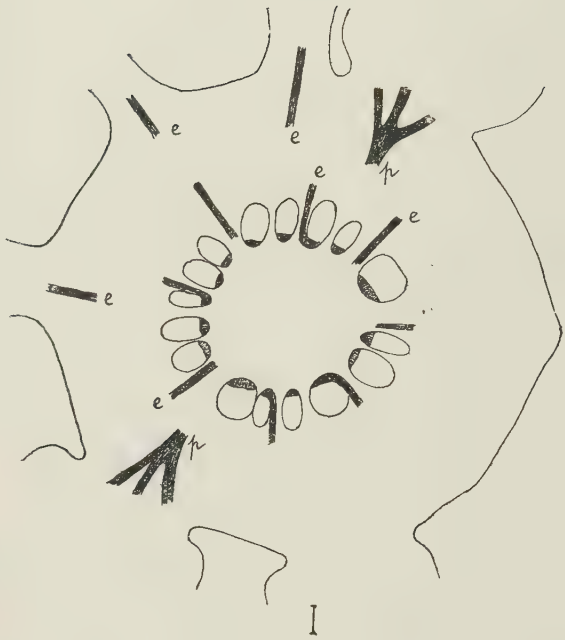
Fig. 9. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des pétales.
s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire.

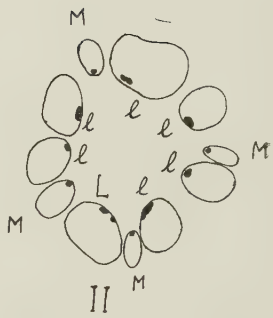
miers, ils prennent part directement à la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires (Fig. 9, I, II, III), on ne peut donc les assimiler aux faisceaux secondaires de l'espèce précédente. En dehors de cette particularité la formation des faisceaux sépalaires *s* et pétalaires *p* est analogue à ce que nous avons vu chez *N. sativa* (Fig. 9, I, II, III, IV et Pl. II, Fig. 5, 6, Pl. III, Fig. 1, 2). En ce qui concerne les faisceaux staminaux *e* nous remarquerons en passant que le bois des faisceaux de l'axe floral qui leur donnent naissance est extrêmement réduit (Fig. 10, I et Pl. III, Fig. 2) ; nous retrouverons d'ailleurs cette particularité chez d'autres genres.

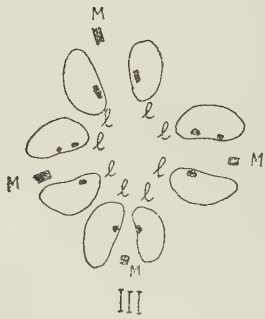
Le nombre des carpelles est variable : 4 ou 5, l'exemplaire que nous étudions possède 4 carpelles. Tout à la base de ces derniers nous trouvons 4 faisceaux prélatéraux *L* alternant avec 4 faisceaux médians *M* ; mais contrairement à ce que nous avons observé chez *N. sativa* les faisceaux prélatéraux se subdivisent très tôt pour donner les faisceaux latéraux *l* (Fig. 10, III). La Fig. 10, II montre un faisceau prélatéral *L* en voie de division. On peut noter l'extrême réduction du bois dans tous ces faisceaux (Fig. 10, I, II et Pl. III, Fig. 3 et 4).

Lorsque les cavités ovariennes sont formées, les faisceaux latéraux *l* se subdivisent à leur tour en deux faisceaux *l i* et *l e* (Fig. 10, IV et Pl. III, Fig. 4). La division des faisceaux latéraux que nous avons vue esquissée chez *Aquilegia vulgaris* est donc ici complètement réalisée. Dans chaque carpelle les faisceaux les plus internes *l i* fournissent transversalement les faisceaux qui innervent les ovules, tandis que les plus externes *l e* envoient des branches transversales qui vont rejoindre le faisceau médian (Fig. 10, IV).

A la partie supérieure de l'ovaire nous trouvons les deux faisceaux *l e* puis le faisceau médian qui s'est scindé en trois faisceaux (Fig. 11, I). Dans le style tous ces fais-







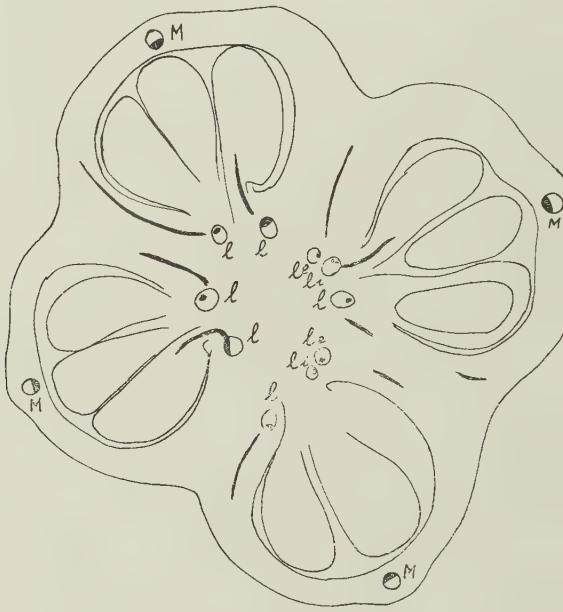


Fig. 10. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des pétales ; II et III, à la base des carpelles ; IV, au niveau des carpelles.
e, faisceau staminal ; *l*, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

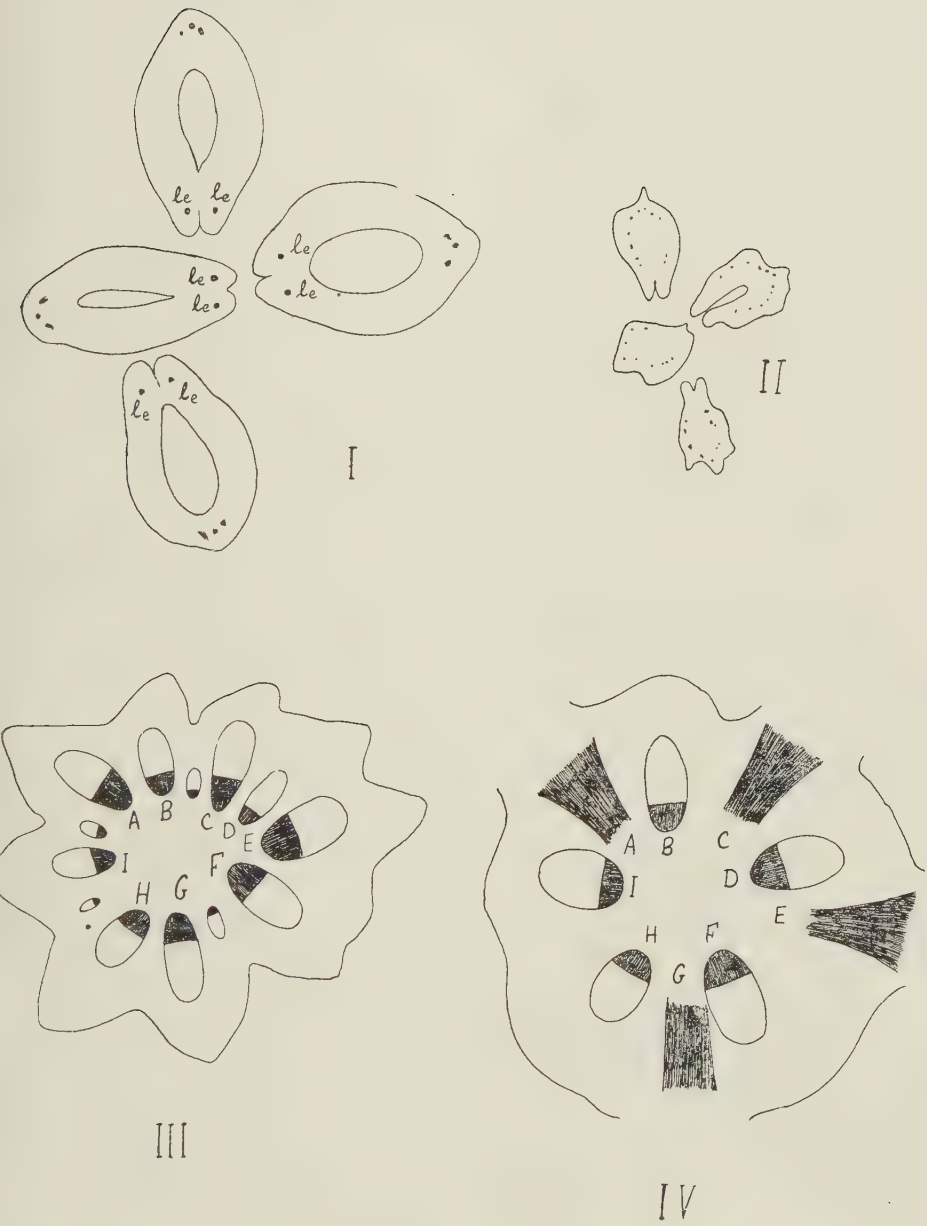


Fig. 11. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupes transversales de styles : I et II. — *Nigella damascena* L. Coupes transversales de la fleur : III, pédicelle ; IV, au niveau de l'involucre.

ceaux se divisent en un assez grand nombre de faisceaux très petits (Fig. 11, II).

Nigella damascena L.

Dans le pédicelle nous trouvons 9 gros faisceaux : A, B, C, D, E, F, G, H, I, accompagnés de quelques faisceaux très petits ou faisceaux secondaires (Fig. 11, III). Sur les 9 faisceaux précédents, 4 disparaissent complètement pour aller innerver l'involucre qui est ici très rapproché du calice, de sorte qu'il reste en définitive 5 faisceaux caulinaires : B, D, F, H, I, les faisceaux A, C, E, G étant ceux de l'involucre (Fig. 11, IV).

L'involucre nous apparaît donc comme tout à fait en dehors du système floral : puisque, provenant de faisceaux pédicellaires propres, ses faisceaux ne dérivent pas de ceux qui, par leurs transformations, donnent successivement les faisceaux des différentes pièces florales. Il y a peut-être dans cette particularité de la nervation un moyen de distinguer le calice de l'involucre.

La formation des faisceaux sépalaires et pétalaires à partir des faisceaux caulinaires se fait comme chez les espèces précédentes sans ordre déterminé.

Les sépales sont innervés par un nombre variable de faisceaux sépalaires *s* : tantôt 3, tantôt 2 ou même un seul (Fig. 12, I) ; les accolades dans cette dernière figure réunissent les faisceaux sépalaires intéressant chaque sépale.

Dans le cas de 2 faisceaux sépalaires, l'un d'eux se divise très tôt en deux branches sensiblement égales ; d'autre part, dans le cas d'un seul faisceau sépalaire, ce dernier se divise en trois branches principales, de sorte que dans ces deux derniers cas nous trouvons tout à la base des sépales 3 faisceaux principaux comme dans le cas de 3 faisceaux sépalaires (Fig. 12, I). Mais il n'en est pas moins vrai qu'il s'agit de sépales innervés par 2 ou 1 faisceaux sépalaires, d'après la définition que nous avons

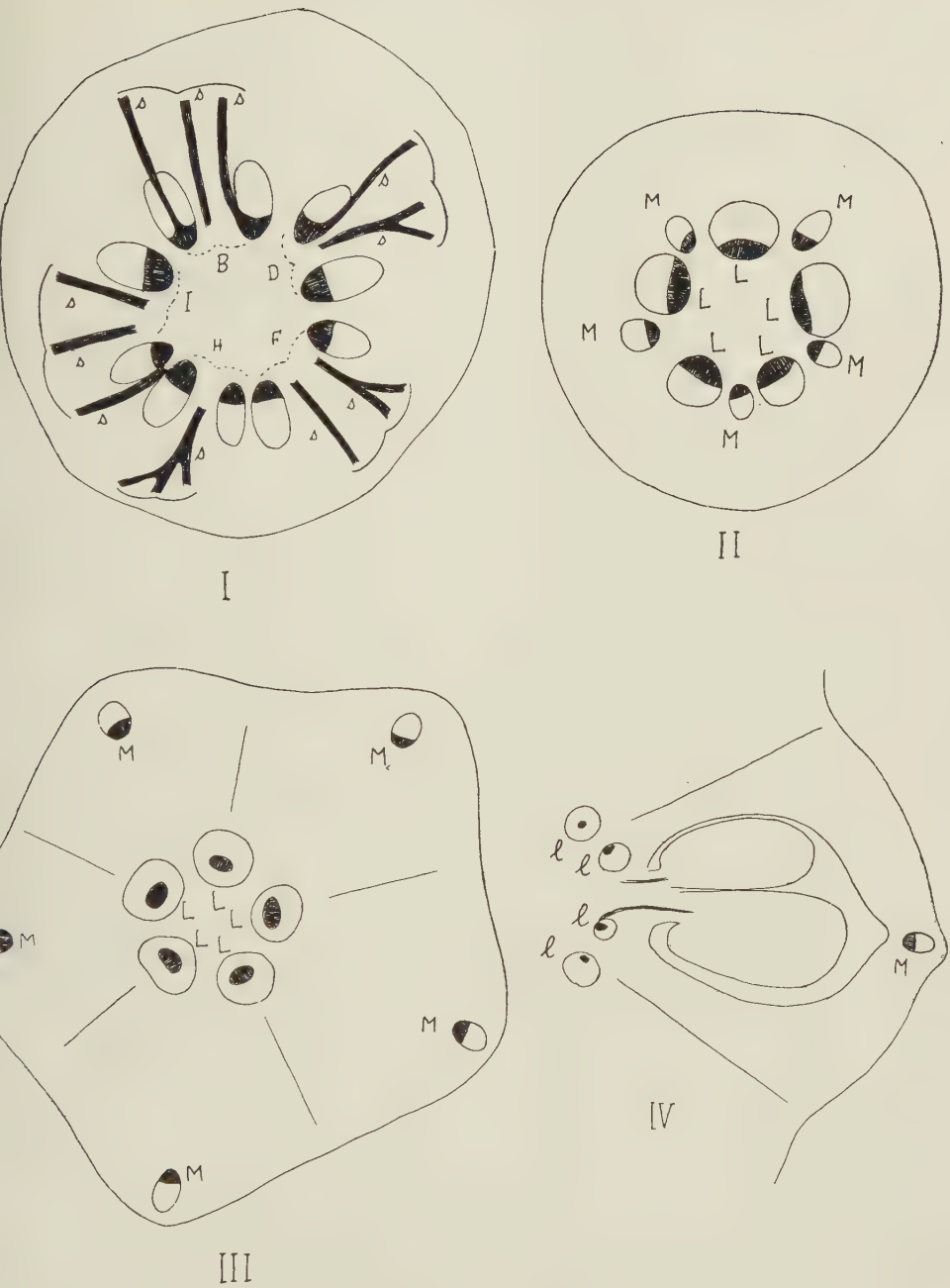


Fig. 12. — *Nigella damascena* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des sépales ; II, à la base des carpelles ; III et IV, au niveau des carpelles.

s, faisceau sépalaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian ; *l*, faisceau carpellaire latéral.

donnée de ces faisceaux au cours de notre étude sur le genre *Aquilegia*. Nous avons en effet dénommé faisceau sépalaire tout faisceau provenant d'un point distinct de la couronne des faisceaux de l'axe floral et se rendant dans un sépale.

Dans la Fig. 12, I nous voyons 2 sépales innervés par 3 faisceaux sépalaires, 2 autres innervés par 2 faisceaux sépalaires et un seul innervé par 1 faisceau sépalaire.

La formation des faisceaux pétalaires et staminaux est analogue à celle des autres espèces.

A la base des carpelles au nombre de 5 nous trouvons 5 faisceaux prélatéraux *L* alternant avec les 5 faisceaux médians *M* (Fig. 12, II). Contrairement aux espèces précédentes, les loges ovariennes sont unies dans presque toute leur longueur (Fig. 12, III). Nous remarquons dans cette dernière figure que les faisceaux prélatéraux *L* sont placés en face des limites théoriques des carpelles, de sorte que les deux faisceaux latéraux *l* résultant de la division d'un faisceau prélatéral appartiennent à deux carpelles adjacents (Fig. 12, IV).

En somme la course des faisceaux floraux de *N. damascena* est analogue à celle des autres Nigelles et n'apporte aucun argument en faveur de la constitution de cette espèce en un genre particulier sous le nom d'*Erobatos*, ainsi que l'ont fait certains auteurs en se basant sur la morphologie de l'ovaire et du fruit.

Conclusion.

La course des faisceaux floraux du genre *Nigella* diffère de celle du genre *Aquilegia* sur les points suivants :

1° La formation des faisceaux sépalaires et pétalaires dans le genre *Nigella* se fait d'une façon beaucoup plus irrégulière que dans le genre *Aquilegia*.

2° Au lieu de 3 faisceaux sépalaires par sépale comme dans le genre *Aquilegia*, leur nombre peut varier de 1 à 3.

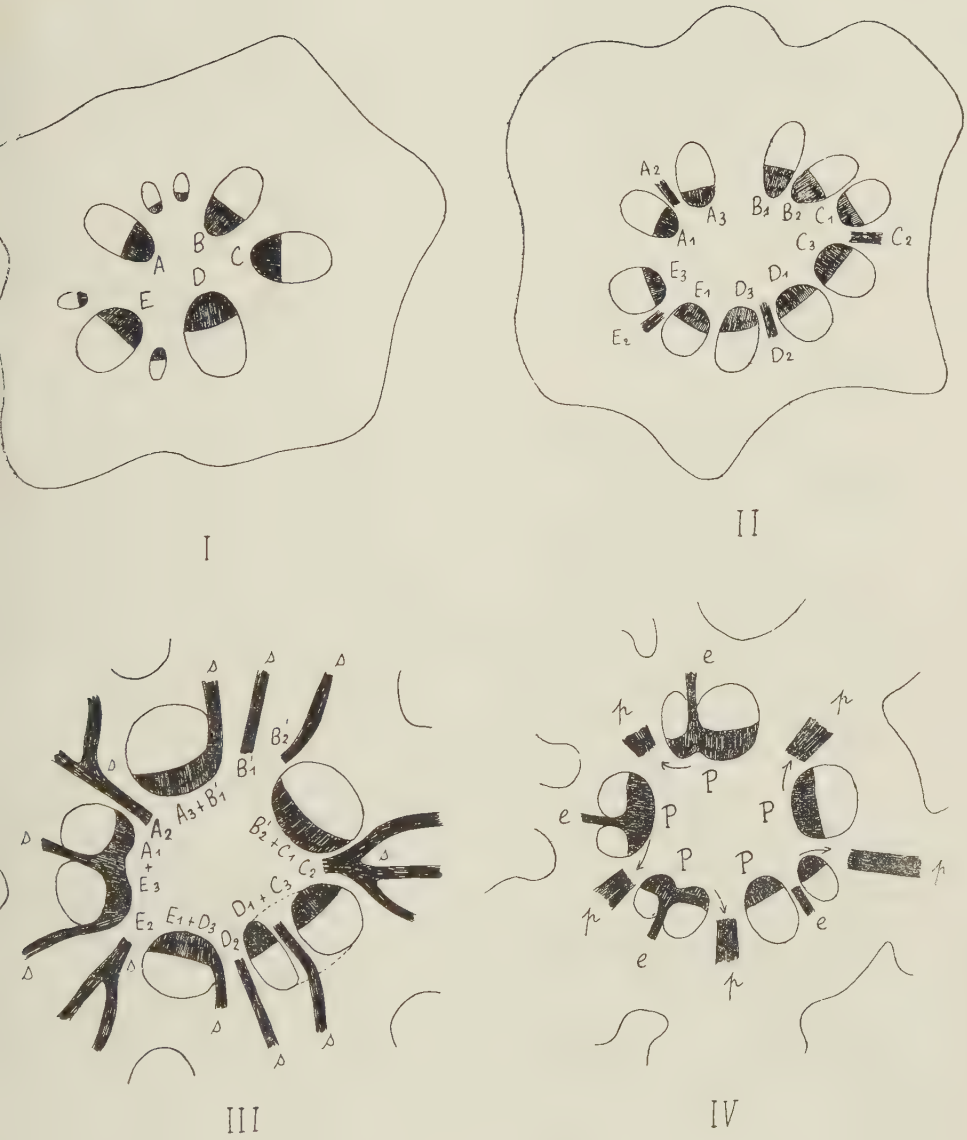


Fig. 13. — *Garidella Nigellastrum* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des pétales.

s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal.

3° Chez les espèces du type *N. sativa*, la division des faisceaux prélatéraux en deux faisceaux latéraux est incomplète, tandis que chez l'espèce *N. diversifolia* les faisceaux latéraux se subdivisent : tous caractères que nous n'avons pas rencontrés dans le genre *Aquilegia*.

Genre *Garidella* L.

Espèce étudiée : *Garidella Nigellastrum* L.

Origine : Jardin botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris.

Cette plante que Tournefort et Linné ont considéré comme devant constituer un genre particulier, est classée par d'autres auteurs dans le genre *Nigella* sous la dénomination : *Nigella garidella* Spenn.

Les sépales sont au nombre de 5, les pétales au nombre de 5 également sont superposés aux sépales. Les étamines peu nombreuses sont disposées sur 8 séries rayonnantes. Les carpelles sont au nombre de deux seulement.

Course des faisceaux floraux.

Garidella Nigellastrum L.

Ainsi que l'indique Marié (59) le pédicelle renferme 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E accompagnés d'un nombre variable de faisceaux secondaires (Fig. 13, I). Excepté le faisceau B qui se divise en 2 faisceaux, tous les autres faisceaux caulinaires se divisent en 3 faisceaux : un faisceau central et deux faisceaux latéraux (Fig. 13, II). Le tableau suivant indique ces divisions :

$$A \left\{ \begin{array}{l} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{array} \right. \qquad B \left\{ \begin{array}{l} B_1 \left\{ \begin{array}{l} B'_1 \\ B'_1 \end{array} \right. \\ B_2 \left\{ \begin{array}{l} B'_2 \\ B'_2 \end{array} \right. \end{array} \right. \qquad C \left\{ \begin{array}{l} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{array} \right. \qquad D \left\{ \begin{array}{l} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{array} \right. \qquad E \left\{ \begin{array}{l} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{array} \right.$$

Les faisceaux B_1 et B_2 se subdivisent à leur tour en deux faisceaux B'_1 et deux faisceaux B'_2.

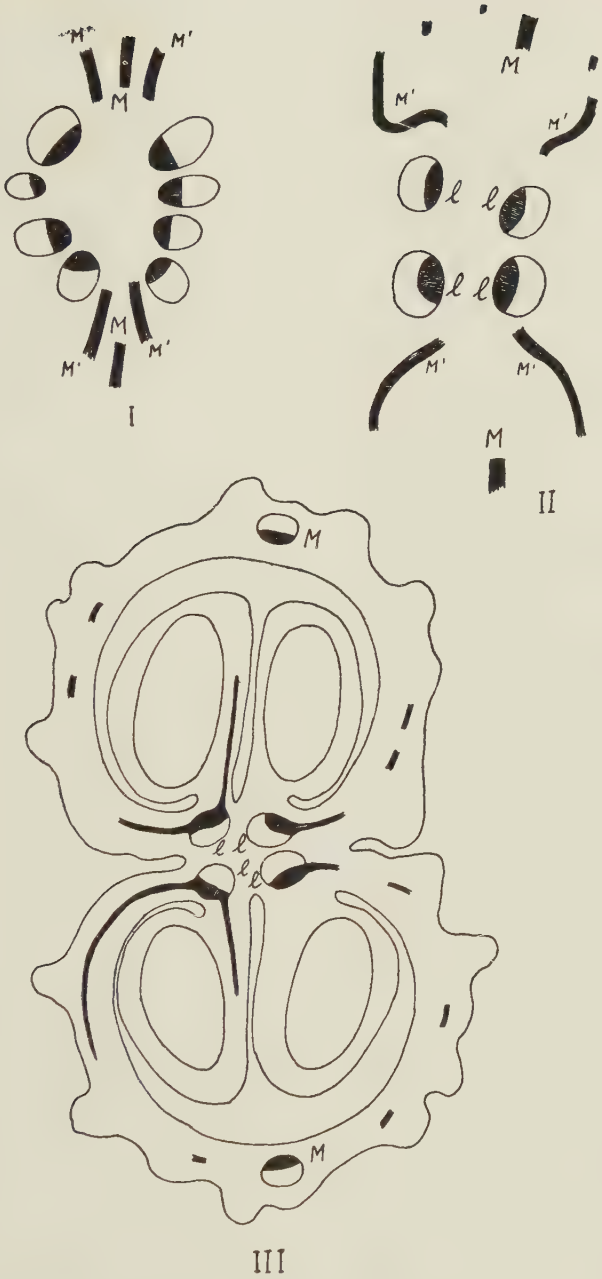


Fig. 14. — *Garidella Nigellastrum* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, à la base des carpelles ; III, au niveau des carpelles.

M, faisceau carpellaire médian ; *M'*, faisceau carpellaire médian secondaire ; *l*, faisceau carpellaire latéral.

Les faisceaux latéraux se fusionnent ensuite pour donner 5 faisceaux assez analogues aux faisceaux P que nous avons vus chez *Aquilegia vulgaris*. Les fusions de faisceaux sont les suivantes (Fig. 13, III) E_3+A_1, A_3+ l'un des 2 faisceaux B'_1, C_1+ l'un des 2 faisceaux B'_2, C_3+D_1, D_3+E_1.

De même que chez *N. damascena* les sépales sont innervés par un nombre variable de faisceaux sépalaires *s* : de 1 à 3, le nombre 3 semble le plus fréquent. La Fig. 13, III montre l'origine et la formation de ces derniers faisceaux.

Par analogie avec ce qui se passe dans le genre *Aquilegia*, on pourrait s'attendre à ce que les 5 faisceaux pétalaires *p* soient formés aux dépens des parties centrales des faisceaux P, or il n'en est rien, ils sont formés aux dépens de l'une des parties latérales, les parties centrales donnant des faisceaux staminaux *e* (Fig. 13, IV). En réalité, le point de départ des faisceaux staminaux ne se trouve pas exactement au centre des faisceaux P, certains de ces derniers faisceaux peuvent donner plusieurs faisceaux staminaux, dont le point de départ se fait, soit à l'intérieur du faisceau P, soit latéralement. La formation des autres faisceaux staminaux aux dépens de faisceaux résultant de la division des faisceaux P ne présente rien de particulier.

A la base des deux carpelles nous voyons deux groupes opposés de 3 faisceaux : *M'*, *M*, *M'* se diriger vers la périphérie de l'axe floral (Fig. 14, I). Les deux faisceaux *M* sont les deux faisceaux médians des deux carpelles. Quant aux faisceaux *M'* dont il n'existe aucun équivalent dans les genres *Aquilegia* et *Nigella* — de même d'ailleurs que dans toute la tribu des Helléborées — nous les considérons, de par leur origine, comme de véritables faisceaux médians secondaires.

Pendant ce temps les autres faisceaux de l'axe floral, restés au centre se concentrent en 4 faisceaux qui sont les faisceaux latéraux *l* des deux carpelles (Fig. 14, II) ; il n'y a donc pas de stade équivalent à celui des faisceaux prélatéraux. Comme chez les genres précédents, les faisceaux laté-

raux fournissent les faisceaux ovulaires et se mettent en relation avec le faisceau médian par des branches transversales (Fig. 14, III). Quant aux faisceaux *M'* ils accompagnent au début le faisceau médian mais s'éteignent ensuite assez rapidement. C'est sans doute ce qui explique que Lonay (57) n'ait signalé que 3 faisceaux par carpelle : le faisceau médian et les deux latéraux.

Conclusion.

La course des faisceaux floraux du genre *Garidella* se rapproche d'une part de l'espèce *Nigella damascena* par le nombre des faisceaux sépalaires de chaque sépale et d'autre part du genre *Aquilegia* par le processus de formation des faisceaux en question. Cependant la formation un peu particulière des faisceaux pétalaires, de même que la présence de faisceaux médians secondaires *M'* lui sont propres. En somme, ces différentes particularités de l'anatomie florale de *Garidella Nigellastrum* apportent, selon nous, un argument en faveur de la constitution de cette espèce en un genre distinct qui nous apparaît intermédiaire entre le genre *Aquilegia* et le genre *Nigella*.

Genre *Helleborus* L.

Espèces étudiées : *Helleborus fœtidus* L., *Helleborus viridis* L., *Helleborus odorus* Waldst. et Kit.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

La fleur des Hellébores est régulière : le calice comprend 5 sépales qui alternent avec les pétales au nombre de 5 également. Les étamines très nombreuses sont disposées sur une ligne spirale continue. Les carpelles libres entre eux sont le plus souvent au nombre de 3. La disposition des ovules est la même que dans les genres précédents.

Course des faisceaux floraux.

La course des faisceaux floraux est la même chez les espèces que nous venons de citer, nous étudierons en détail *H. fœtidus*.

Helleborus fœtidus L.

Le pédicelle renferme 10 faisceaux sensiblement égaux : A, B, C, D, E, F, G, H, I, J (Fig. 15, I). Lorsque nous arrivons au niveau des faisceaux sépalaires, nous voyons les 5 faisceaux I, A, C, E, G se diviser chacun en 3 faisceaux. Les faisceaux A, E, G se divisent directement en 3 faisceaux, tandis que les faisceaux C et I commencent par se diviser en 2 faisceaux dont l'un se subdivise à son tour de façon à donner finalement 3 faisceaux comme dans le cas précédent (Fig. 15, II).

Toutes ces divisions sont résumées dans le tableau ci-contre :

$$A \begin{cases} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{cases} \qquad C \begin{cases} C_1 \\ C_2 \begin{cases} C'_2 \\ C'_2 \end{cases} \end{cases} \qquad E \begin{cases} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{cases} \qquad G \begin{cases} G_1 \\ G_2 \\ G_3 \end{cases} \qquad I \begin{cases} I_1 \begin{cases} I'_1 \\ I'_1 \end{cases} \\ I_2 \end{cases}$$

Or, tous ces différents faisceaux qui résultent de ces divisions ne sont pas autre chose que les faisceaux sépalaires *s* ; chaque sépale est innervé par 3 faisceaux sépalaires.

Quant aux autres faisceaux pédicellaires J, B, D, F, H, ils fournissent les faisceaux des autres pièces florales ; comme les faisceaux sépalaires dérivent de faisceaux pédicellaires propres, on voit donc qu'aucun de ces derniers faisceaux ne répond exactement à la définition des faisceaux caulinaires telle que nous l'avons posée dans notre étude du genre *Aquilegia*. Nous nous réservons de revenir sur cette question dans l'étude du genre *Eranthis*.

Les faisceaux J, B, D, F, H se divisent comme les autres faisceaux pédicellaires (Fig. 15, III).

FIG. 15. — *Helleborus fœtidus* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II et III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des pétales ; *s*, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire.

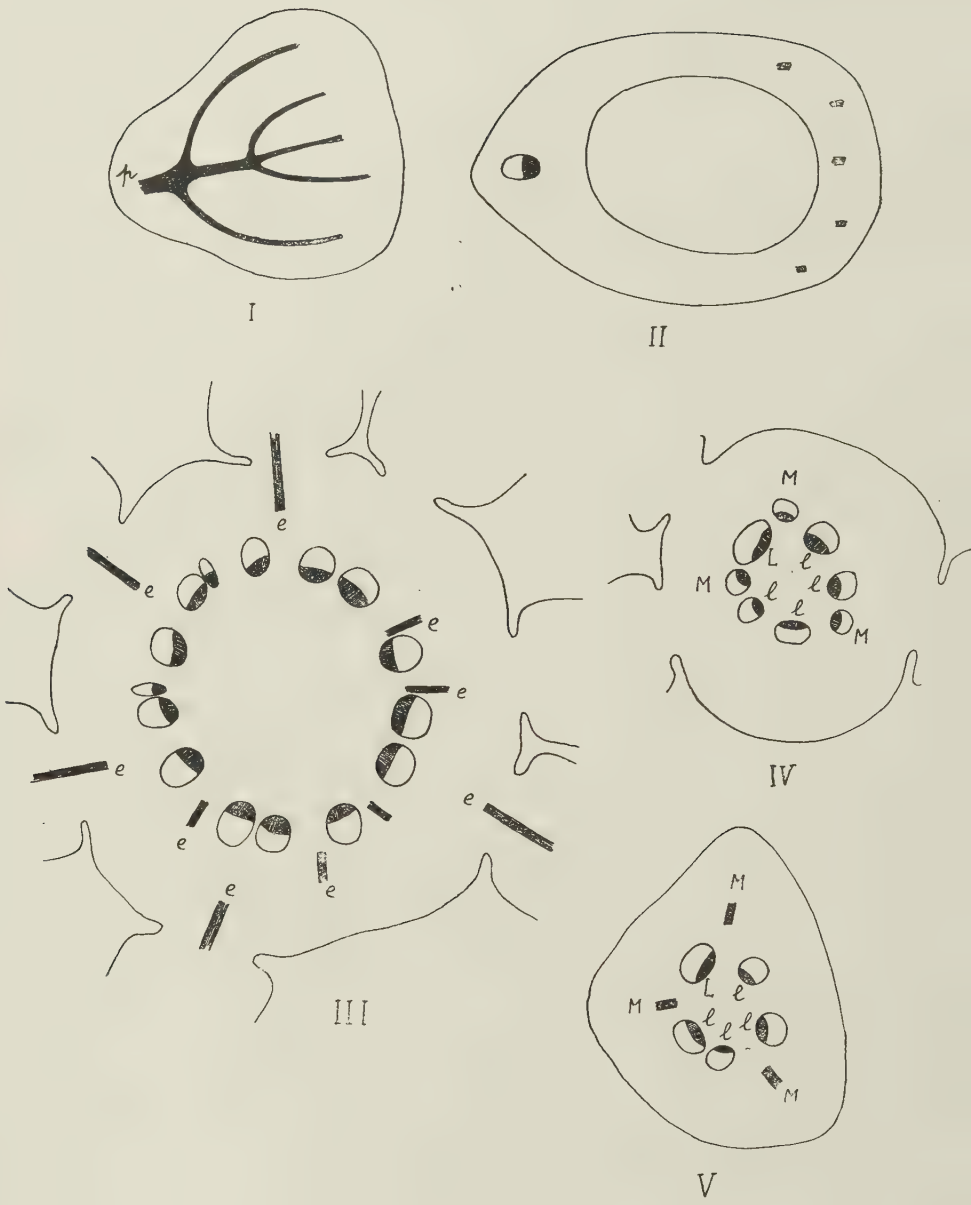


Fig. 16. — *Helleborus fœtidus* L. Coupes transversales de pétales : I et II ; coupes transversales de la fleur : III, au niveau des étamines ; IV et V, à la base des carpelles. *e*, faisceau staminal ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *l*, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

$$J \begin{cases} J_1 \\ J_2 \\ J_3 \end{cases} \qquad B \begin{cases} B_1 \begin{cases} B'_1 \\ B'_1 \end{cases} \\ B_2 \\ B_3 \end{cases} \qquad D \begin{cases} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{cases} \qquad F \begin{cases} E_1 \\ F_2 \\ F_3 \end{cases} \qquad H \begin{cases} H_1 \\ H_2 \\ H_3 \end{cases}$$

Les faisceaux centraux J_2, B_2, D_2, F_2, H_2 gagnent la périphérie ce sont les faisceaux pétalaires *p* (Fig. 15, III, IV), ces derniers se divisent en 3 branches principales comme dans les genres précédents (Fig. 16, I, II). Les faisceaux latéraux continuent leur course, soit individuellement : H_3 et J_1, soit en se fusionnant : $J_3+B'_1$, B_3+D_1, $D_3+F'_1$, F_3+H_1 (Fig. 15, IV). Dans l'un comme dans l'autre cas ils donnent naissance aux faisceaux staminaux *e* tout en se divisant.

Les faisceaux staminaux peuvent être formés soit aux dépens des parties centrales des faisceaux de l'axe floral (cas du faisceau F'_1. Fig. 15, IV), soit latéralement, ce qui est le cas le plus fréquent (Fig. 16, III).

A la base des carpelles on peut trouver 9 faisceaux ainsi que l'indiquent Van Tieghem (91) et Lonay (57), c'est-à-dire les 3 faisceaux médians et les 6 faisceaux latéraux correspondant aux 3 carpelles. Parmi ces faisceaux, les uns proviennent de la fusion de faisceaux de l'axe floral, tandis que les autres sont constitués directement par les mêmes faisceaux. Nous avons trouvé assez souvent 8 faisceaux au lieu de 9 : cette particularité est due à l'individualisation tardive de deux faisceaux latéraux *l* aux dépens d'un faisceau prélatéral *L* (Fig. 16, IV, V).

Le parenchyme se creuse entre le faisceau médian et les deux faisceaux latéraux pour former la cavité ovarienne (Fig. 17, I, II), le faisceau prélatéral persistant se divise entre temps pour donner deux faisceaux latéraux. Les faisceaux latéraux donnent des branches transversales et les faisceaux ovulaires comme dans les genres précédents. Dans la partie supérieure de la cavité ovarienne de chaque carpelle nous retrouvons le faisceau médian et les deux latéraux (Fig. 17, III). Le style renferme 5 faisceaux : les deux

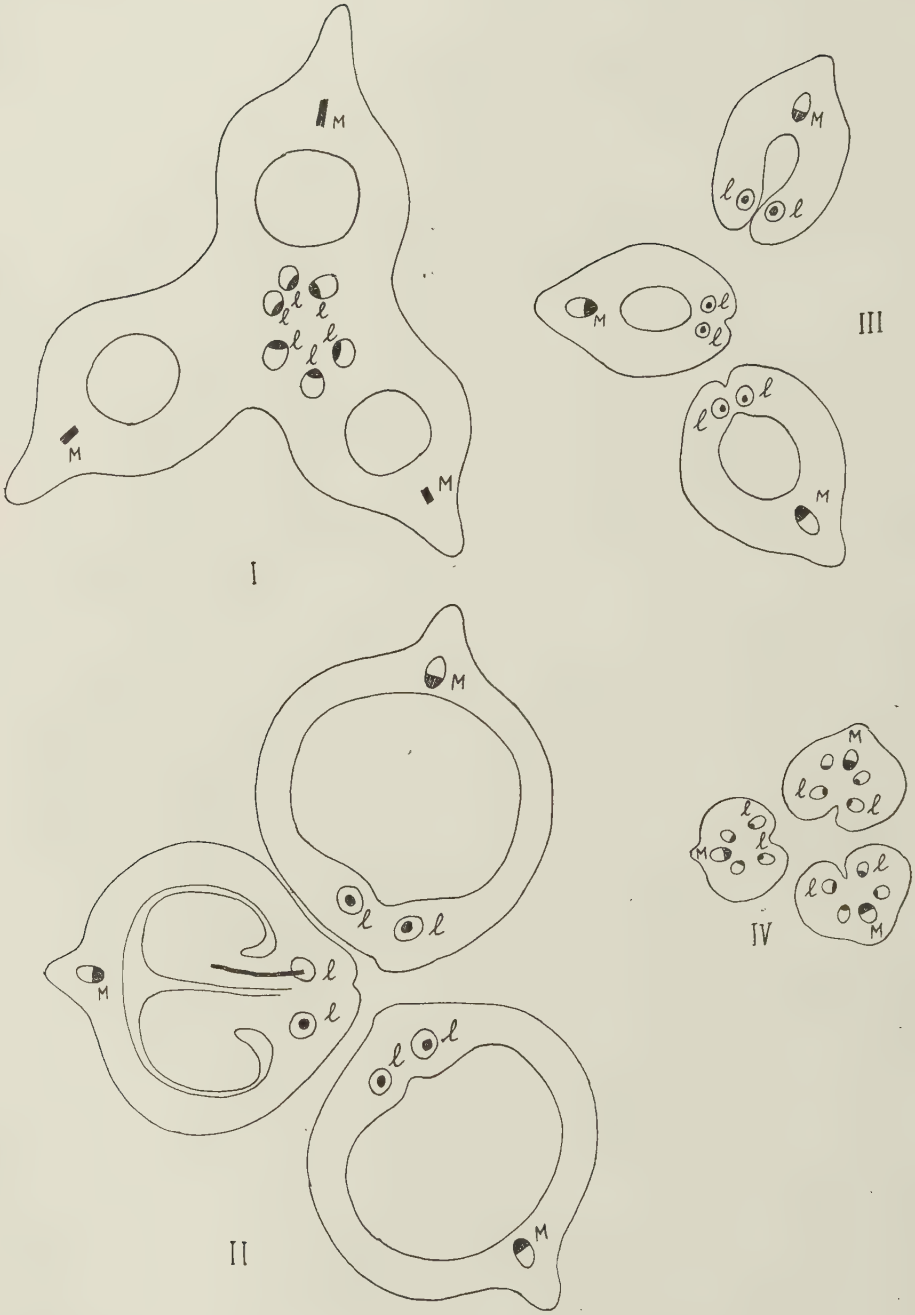


Fig. 17. — *Helleborus fœtidus* L. Coupes transversales de carpelles : I, II, III ; coupes transversales de styles : IV. (mêmes lettres que dans la figure précédente).

latéraux, le faisceau médian et deux faisceaux donnés par ce dernier (Fig. 17, IV).

Conclusion.

La course des faisceaux floraux du genre *Helleborus* est analogue à celle des genres précédents en ce qui concerne les carpelles, par contre elle en diffère par la formation des faisceaux staminaux et surtout par l'origine des faisceaux sépalaires qui dérivent de faisceaux pédicellaires propres.

Genre *Eranthis* Salisb.

Espèce étudiée : *Eranthis hyemalis* Salisb.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

Cette espèce, classée autrefois dans le genre *Helleborus* sous la dénomination : *Helleborus hyemalis* L., a été considérée comme un genre spécial par Salisbury.

La fleur d'*Eranthis hyemalis* comprend tout d'abord un involucre caliciforme composé de 3 folioles, puis 6 sépales disposés suivant 2 verticilles trimères et alternes. Les pétales en nombre variable ont la forme de cornet comme chez les Hellébores. Les étamines disposées dans l'ordre spiral, forment plusieurs lignes secondaires rayonnantes. Le nombre des carpelles varie de 5 à 8.

Course des faisceaux floraux.

Eranthis hyemalis Salisb.

Le pédicelle contient 12 faisceaux d'importance inégale : 6 gros faisceaux : A, B, C, D, E, F alternant avec 6 faisceaux de taille moindre *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* (Fig. 18, I), le faisceau A' représenté dans la même figure est donné par A. Les faisceaux A, B, C, D, E, F, A' tout en se divisant gagnent la périphérie pour innerver les 3 folioles de l'invo-

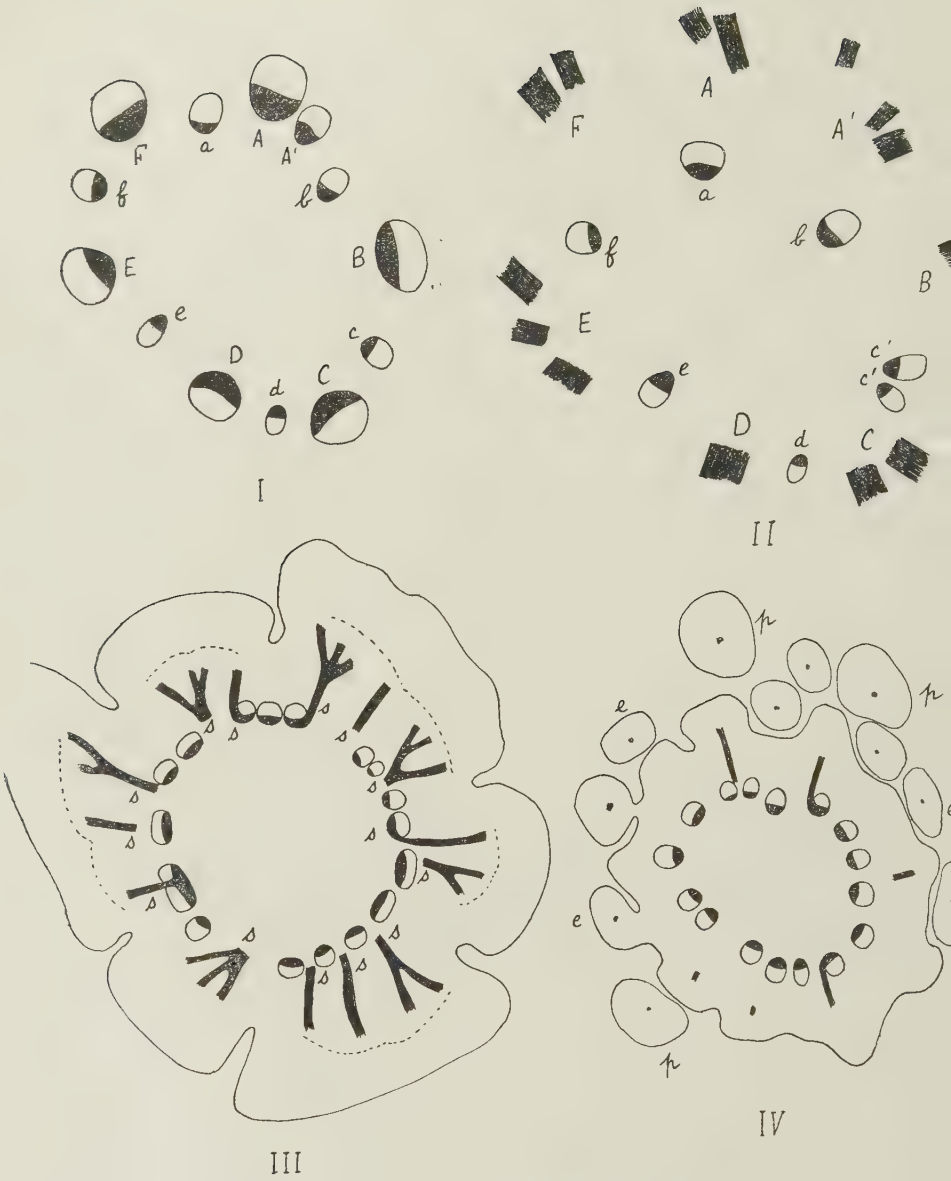


Fig. 18. — *Eranthis hyemalis* Salisb. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, au niveau de l'involucre ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des pétales et des premières étamines.

s, faisceau sépalaire ; *p*, coupe transversale de pétale et faisceau pétalaire ; *e*, coupe transversale d'étamine et faisceau staminal.

lucre (Fig. 18, II). Les faisceaux *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* ne changent pas de position, ils continuent leur course, se divisent et donnent les faisceaux sépalaires de même que ceux des autres pièces florales : ce sont donc des faisceaux caulinaires tels que nous les avons définis dans le genre *Aquilegia*.

La Fig. 18, III représente la nervation des 6 sépales qui sont supposés projetés sur un plan. Chaque sépale est innervé par un nombre variable de faisceaux sépalaires *s* : le plus souvent 3 ou 2, quelquefois un seul (les accolades de la figure réunissent les faisceaux sépalaires d'un même sépale).

Donc de même que chez *Nigella damascena* l'involucre est innervé par des faisceaux pédicellaires propres. Au contraire les faisceaux sépalaires dérivent de faisceaux pédicellaires qui donnent en outre tous les faisceaux des autres pièces florales. Comme conséquence, nous ne croyons pas que l'involucre de l'*Eranthis* puisse être considéré comme un calice ainsi que le pensait Payer (66).

Ainsi que nous l'avons fait remarquer dans notre étude de *N. damascena*, il y a peut-être là un critérium permettant de distinguer l'involucre du calice. Or si nous appliquions ces déductions au genre *Helleborus*, nous serions amenés à considérer le calice des Hellébores comme un involucre. Quoi qu'il en soit, la nervation du calice des Hellébores est tout à fait semblable à celle des involucres de *Nigella damascena* et surtout de *Eranthis hyemalis*.

La formation des faisceaux pétalaires et celle des faisceaux staminaux sont semblables (Fig. 18, IV). Dans cette dernière figure nous voyons des pétales et des étamines en coupe transversale, or rien de particulier ne différencie les sections de ces deux sortes d'organes, sauf que les sections des pétales *p* sont un peu plus grandes que celles des étamines *e*. En effet ce n'est que beaucoup plus haut que le pétale subit sa différenciation complète. Les Fig. 19, I, II, III et IV représentent des coupes transversales dans un pétale à différents niveaux : nous voyons ainsi le parenchyme se creuser peu à peu pour former un cornet comme

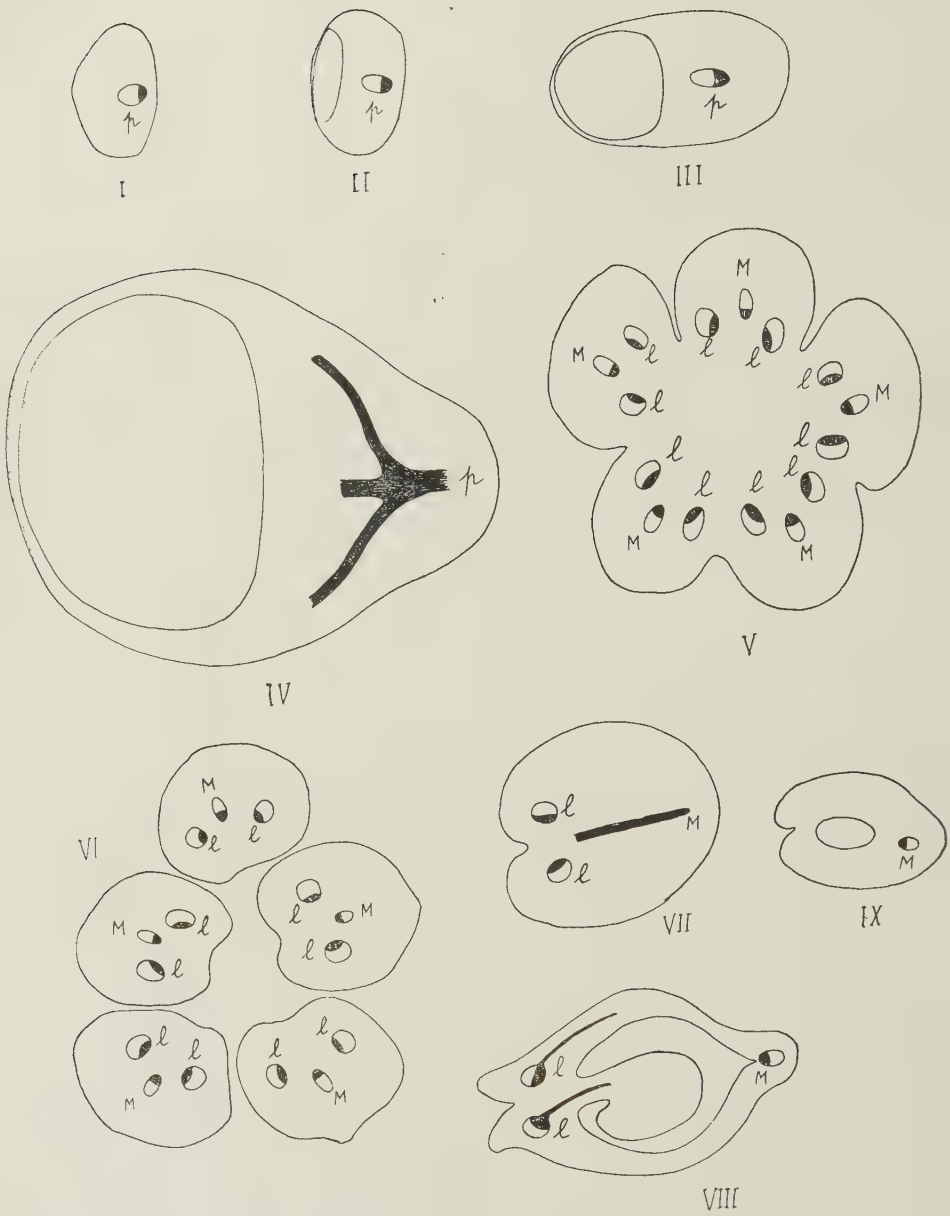


Fig. 19. — *Eranthis hyemalis* Salisb. Coupes transversales de pétales : I, II, III, IV ; coupe transversale de la fleur au-dessus du niveau des dernières étamines : V ; coupes transversales des pétioles carpellaires : VI et VII; coupe transversale de carpelle : VIII ; coupe transversale de style : IX.

p, faisceau pétalaire ; *l*, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

dans le genre *Helleborus* ; lorsque ce dernier est complètement formé, le faisceau pétalaire se divise en 3 branches principales suivant le mode habituel (Fig. 19, IV).

Les pétales et les étamines apparaissent donc dans la fleur d'*Eranthis* comme des organes très voisins. Toutefois nous ne pensons pas pouvoir aller jusqu'à nier l'existence de pétales dans la fleur de ce genre avec Payer (66), car selon nous, la division du faisceau pétalaire en 3 branches, permet de caractériser l'existence du pétale — que le pétale résulte ou non de la transformation d'une étamine — tandis que le faisceau staminal reste toujours indivis.

Au-dessus du niveau d'insertion des dernières étamines, nous trouvons 15 faisceaux qui ne tardent pas à s'organiser en 5 groupes de 3 faisceaux correspondant aux 5 carpelles. Chaque groupe est composé des deux faisceaux latéraux *l* et du faisceau médian *M* (Fig. 19, V). Tous ces faisceaux ont même origine que les faisceaux similaires du genre *Helleborus*. Bientôt des cloisons se forment entre les groupes de faisceaux qui se trouvent ainsi isolés et constituent des pétioles carpellaires (Fig. 19, VI). La fleur d'*Eranthis* constitue un exemple particulièrement clair pour la démonstration de la théorie appendiculaire ; à cet effet ce sont d'ailleurs les fleurs d'*Eranthis* et d'Hellébore qui ont été choisies par Van Tieghem dans la famille des Renonculacées.

En effet, dès la formation des pétioles carpellaires, d'après le même auteur, l'axe floral est complètement éteint, car les conditions de son existence ne sont plus réunies, c'est-à-dire :

1° l'orientation normale des faisceaux (l'orientation des faisceaux latéraux est inverse de celle des faisceaux de l'axe floral) ;

2° la disposition des faisceaux en cercle autour d'une moelle continue.

D'autre part, les carpelles de *E. hyemalis* étant constitués par des feuilles repliées munies de leur pétiole, nous pouvons les considérer comme des appendices de même que les

autres pièces florales. Le pistil du genre *Eranthis* est donc bien de nature appendiculaire, il en est d'ailleurs de même, comme nous le verrons plus loin, des autres genres de la tribu des Helléborées.

Les trois faisceaux du pétiole carpellaire continuent leur course parallèlement l'un à l'autre. Lorsqu'on arrive au niveau du carpelle proprement dit, on voit le faisceau médian s'éloigner des faisceaux latéraux en même temps que le parenchyme se creuse pour former la cavité ovarienne (Fig. 19, VII et VIII). L'organisation du carpelle est la même que dans le genre *Helleborus*, sauf que dans le style nous ne trouvons qu'un seul faisceau, prolongement du faisceau médian (Fig. 19, IX).

Conclusion.

La course des faisceaux floraux du genre *Eranthis* est surtout caractérisée par la formation des faisceaux de l'involucre, la différenciation tardive des faisceaux pétalaires et la formation précoce des faisceaux latéraux et médians dans les pétioles carpellaires.

Genre *Delphinium* L.

Espèces étudiées : *Delphinium Ajacis* L., *Delphinium Consolida* L., *Delphinium Staphysagria* L., *Delphinium montanum* D. C., *Delphinium velutinum* Bertol. *Delphinium speciosum* Bieb.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

Pour la commodité de notre étude, nous diviserons ces différentes espèces en deux groupes :

1er groupe. type *D. Ajacis* : *D. Ajacis*, *D. Consolida*.

2e groupe, type *D. Staphysagria* : *D. Staphysagria*, *D. montanum*, *D. velutinum*, *D. speciosum*.

Premier groupe.

Chez les deux espèces de ce groupe la fleur est irrégulière. Le calice est formé de 5 sépales, dont un postérieur prolongé en un éperon aigu. Au sujet de la corolle les auteurs n'indiquent qu'un seul pétale postérieur qui se termine en un éperon s'emboîtant dans celui du sépale. De même que chez les autres espèces du genre *Delphinium*, l'androcée est analogue à celle des Nigelles. Le gynécée est réduit à un seul carpelle.

Course des faisceaux floraux.

Delphinium Ajacis L.

Une coupe de pédicelle nous montre 8 faisceaux caulinaires : A, B, C, D, E, F, G, H accompagnés d'un nombre variable de faisceaux secondaires ; parmi ces derniers quelques-uns sont plus importants que les autres, ce sont les faisceaux : *a*, *b*, *c*, *d*, *h* (Fig. 20, I).

La plupart des faisceaux caulinaires subissent des divisions suivies de fusions (Fig. 20, II). Tout d'abord les faisceaux B, F, H détachent latéralement une partie de leur masse libéro-ligneuse : c'est l'origine des faisceaux B', F', H'. Pendant ce temps d'autres faisceaux se divisent comme suit :

$$A \left\{ \begin{array}{l} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{array} \right. \qquad E \left\{ \begin{array}{l} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{array} \right. \qquad G \left\{ \begin{array}{l} G_1 \\ \\ G_2 \end{array} \right.$$

Nous observons ensuite quelques fusions de faisceaux : $h+A_1$, A_3+a, $B+b+C$, $D+E_1$, G_2+H. Le groupe $B+b+C$ se divise presque aussitôt en plusieurs faisceaux. En ce qui concerne les faisceaux $h+A_1$ et A_3+a nous remarquons que la fusion des faisceaux qui les composent est incomplète ; en effet si la fusion des masses libériennes est com-

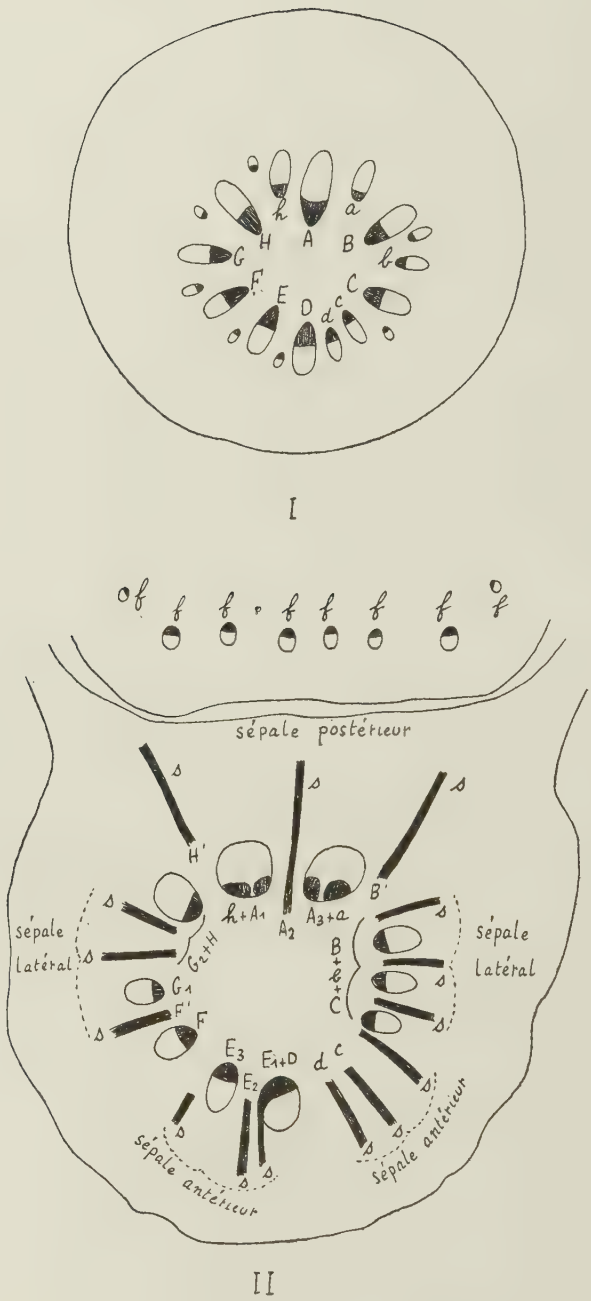


Fig. 20. — *Delphinium Ajacis* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, au niveau des sépales. *s*, faisceau sépalaire.

plète, celle des masses ligneuses ne l'est pas (Fig. 20, II). Le faisceau G_2+H se divise rapidement.

La Fig. 20, II montre l'origine et la formation des faisceaux sépalaires *s* aux dépens des faisceaux résultant des transformations des faisceaux pédicellaires que nous venons de suivre. Chacun des 5 sépales est innervé par 3 faisceaux sépalaires.

A remarquer les faisceaux pédicellaires secondaires *c* et *d* qui constituent directement des faisceaux sépalaires : c'est là un cas tout à fait exceptionnel chez les Renonculacées.

Il existe deux faisceaux pétalaires *p* reconnaissables à leur division caractéristique en 3 branches principales (Fig. 21, I), ils sont fournis par la presque totalité des faisceaux $h+A_1$ et A_3+a. Nous avons donc deux faisceaux pétalaires distincts puisqu'ils proviennent de deux faisceaux distincts de l'axe floral (Pl. IV, Fig. 2). C'est pourquoi contrairement à l'opinion de Baillon (2) nous pensons qu'il faut voir dans la fleur de *D. Ajacis*, non pas un seul pétale partiellement dédoublé, mais bien deux pétales soudés dans leurs parties inférieures et libres dans leurs parties supérieures.

Les branches *br'* des faisceaux pétalaires donnent les faisceaux *f* qui innervent la partie inférieure des pétales, tandis que les branches *br* les plus externes innervent les parties supérieures (Fig. 20, II et Fig. 21, I et II).

La formation des faisceaux staminaux *e* est analogue à celle des Nigelles. De même que chez *N. diversifolia*, nous remarquons à ce niveau l'extrême réduction du bois des faisceaux de l'axe floral pouvant même aller jusqu'à l'extinction totale (Fig. 21, I et II).

Au-dessus du niveau des dernières étamines, nous voyons le bois reprendre quelque importance dans les faisceaux de l'axe floral dont la plupart se concentrent de façon à former trois masses libéro-ligneuses assez importantes qui ne sont autre chose que les deux faisceaux latéraux *l* et le faisceau médian *M* du carpelle unique (Fig. 22, I et II).

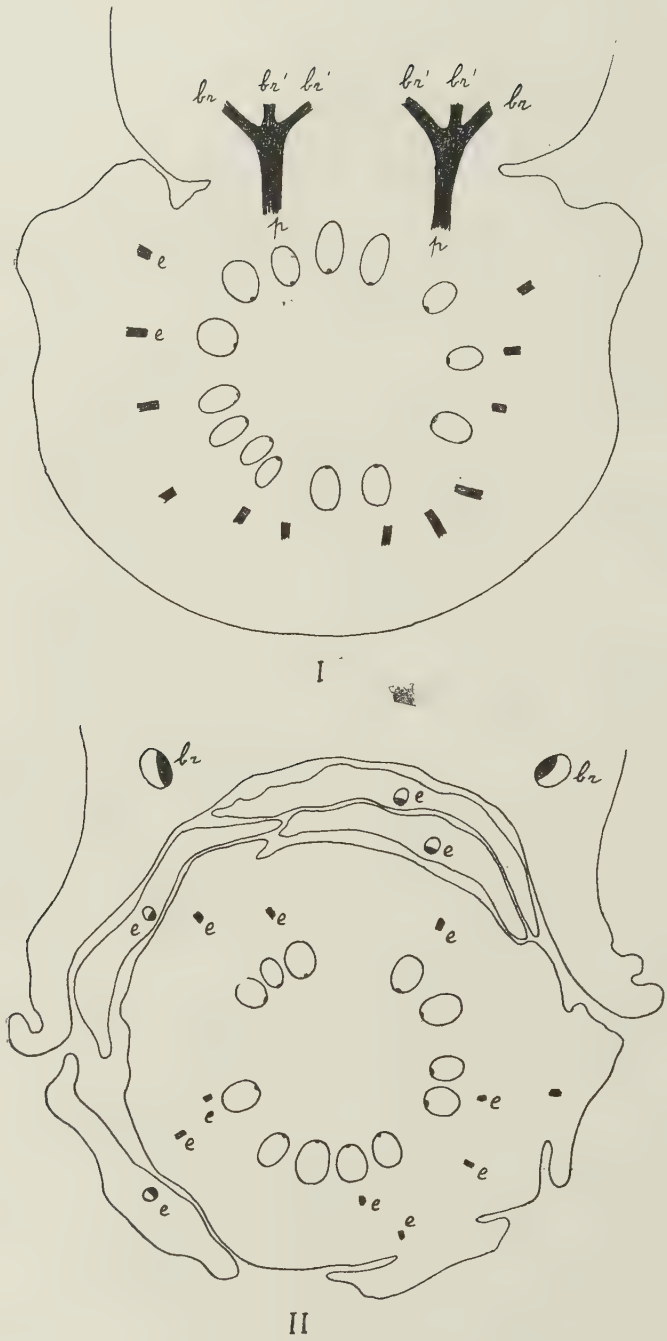


Fig. 21. — *Delphinium Ajacis* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des pétales ; II, au niveau des étamines.

p, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal.

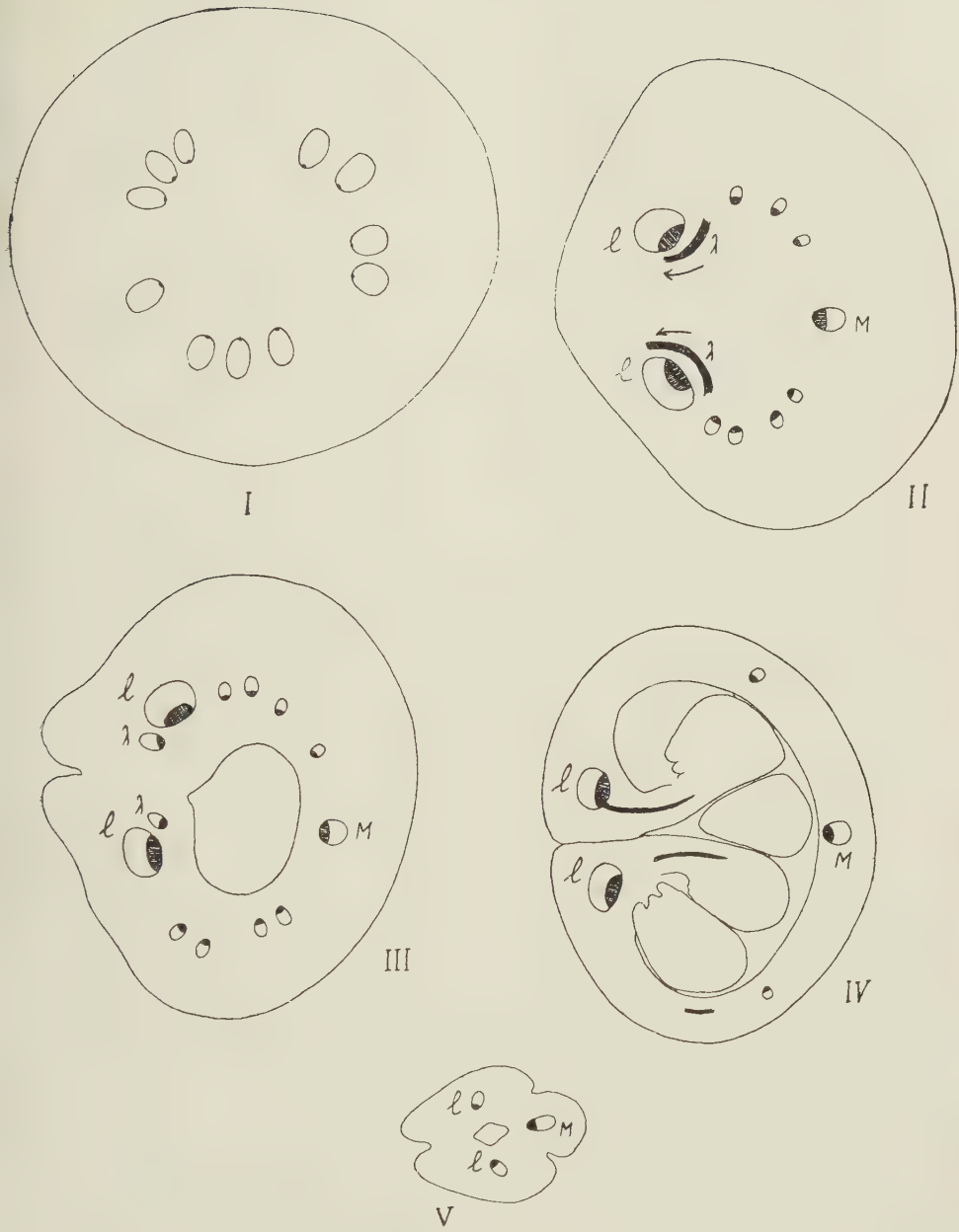


Fig. 22. — *Delphinium Ajacis* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des dernières étamines ; II, à la base du carpelle ; coupes transversales de carpelles : III et IV. Coupe transversale de style : V.

l : faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Dans la Fig. 22, II nous voyons deux faisceaux de l'axe floral λ en train d'opérer leur fusion avec les faisceaux latéraux presque complètement constitués, les flèches indiquent le sens de leur déplacement, dans la Fig. 22, III la fusion n'est pas encore terminée.

Tous les faisceaux de l'axe floral ne concourent d'ailleurs pas à la formation des faisceaux *l* et du faisceau *M*, ceux qui sont dans ce cas continuent leur course parallèlement aux précédents pendant un certain temps, pour s'éteindre finalement dans le parenchyme carpellaire. Pour le reste de leur organisation les carpelles se comportent comme ceux des genres précédents.

Le style renferme 3 faisceaux : prolongements du faisceau médian et des faisceaux latéraux.

La course des faisceaux floraux de l'espèce *Delphinium Consolida* est semblable en tous points à celle que nous venons de décrire.

Deuxième groupe.

Le calice est analogue à celui que nous avons observé dans le 1er groupe, sauf que le sépale postérieur a son extrémité légèrement bifurquée. Baillon indique un pétale postérieur qui s'allonge à sa partie inférieure en une double corne épaisse et creuse, tandis que sa partie supérieure est profondément divisée en deux moitiés dressées, symétriques l'une par rapport à l'autre. Les pétales latéraux existent mais sont assez réduits. Les pétales antérieurs peuvent exister ou faire défaut, nous ne les avons jamais observés dans les fleurs que nous avons examinées. L'androcée est la même que dans le groupe précédent. Les carpelles sont ordinairement au nombre de 3.

Course des faisceaux floraux.

Delphinium Staphysagria L.

La formation et le nombre des faisceaux sépalaires sont les mêmes que chez les espèces du 1er groupe. De même nous trouvons également deux faisceaux pétalaires postérieurs présentant la division caractéristique en 3 branches principales (Fig. 23, I). Ces deux faisceaux pétalaires qui sont donnés par des faisceaux différents de l'axe floral sont distincts. Comme pour *D. Ajacis*, nous pensons donc, contrairement à l'opinion de Baillon, qu'il faut voir dans la fleur de *D. Staphysagria* deux pétales postérieurs plus ou moins soudés et non un seul pétale postérieur partiellement dédoublé. La soudure des deux pétales postérieurs est ici beaucoup moins complète que chez *D. Ajacis*. Les pétales latéraux peuvent quelquefois être innervés par deux faisceaux pétalaires au lieu d'un. Dans la Fig. 23, I le pétale latéral de droite est innervé par un seul faisceau pétalaire *p* se divisant en trois branches principales, tandis que celui de gauche est innervé par deux faisceaux pétalaires *p*, l'un de ces derniers émet d'ailleurs rapidement une branche secondaire importante *ps*, rétablissant en quelque sorte les trois branches principales du faisceau pétalaire unique. C'est là un cas exceptionnel chez les Renonculacées. La Fig. 23, II montre les quatre pétales soudés et des filets staminaux en coupe transversale, ces derniers remarquables par leur dimension.

La nervation des trois carpelles et la formation des faisceaux carpellaires sont analogues à ce que nous avons observé dans le 1er groupe. Les styles ne renferment qu'un seul faisceau, prolongement du faisceau médian (Fig. 24, I, II). Les courses des faisceaux floraux des espèces *D. montanum*, *D. velutinum*, *D. speciosum* sont analogues à celle de *D. Staphysagria*.

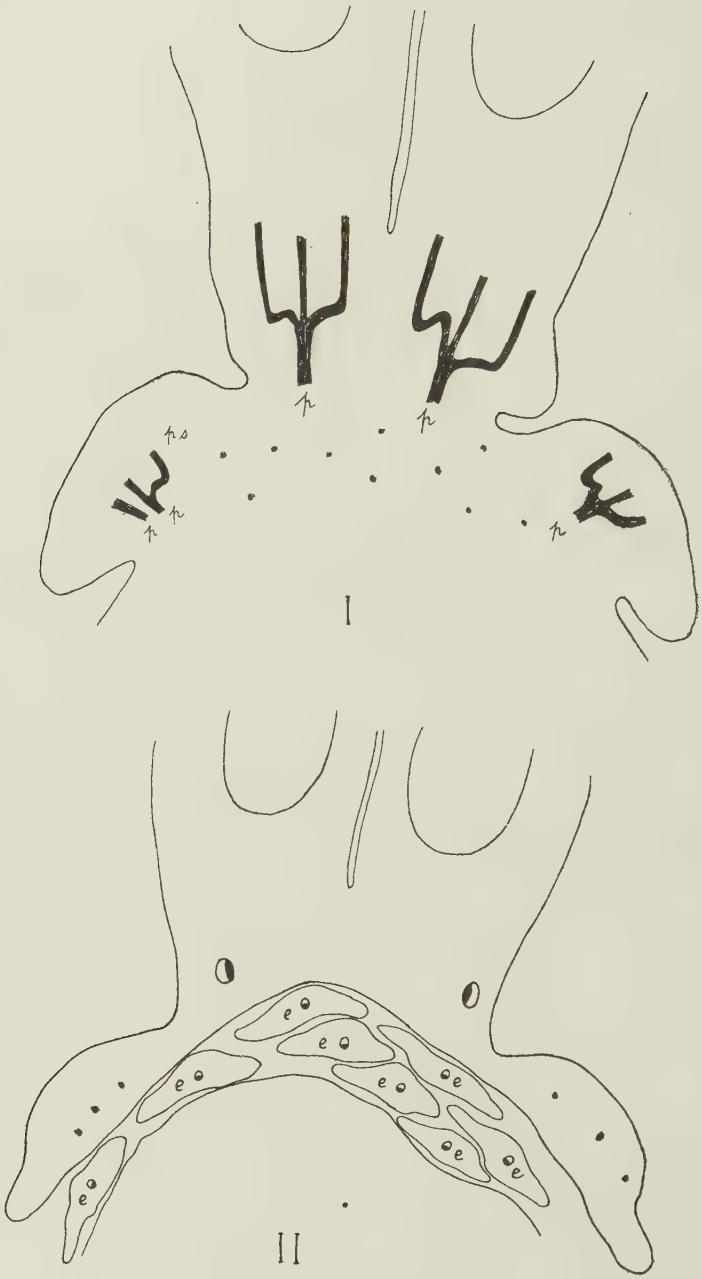


FIG. 23. — *Delphinium Staphysagria* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des pétales ; II, au niveau des étamines.

p, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal.

Conclusion.

L'irrégularité de la fleur de même que la réduction de la corolle caractérisent le genre *Delphinium*. Pour ce qui est de la course des faisceaux floraux proprement dite, il y a lieu de remarquer certains pétales innervés par deux faisceaux pétalaires, et la formation un peu particulière des faisceaux carpellaires qui sont formés par la fusion d'un grand nombre de faisceaux de l'axe floral. En dehors de ces particularités les faisceaux innervant les différentes pièces florales sont analogues à ceux du genre *Nigella*.

Genre *Aconitum* L.

Espèces étudiées : *Aconitum Lycoctonum* L., *Aconitum autumnale* Reichb, *Aconitum Napellus* L., *Aconitum Anthora* L.

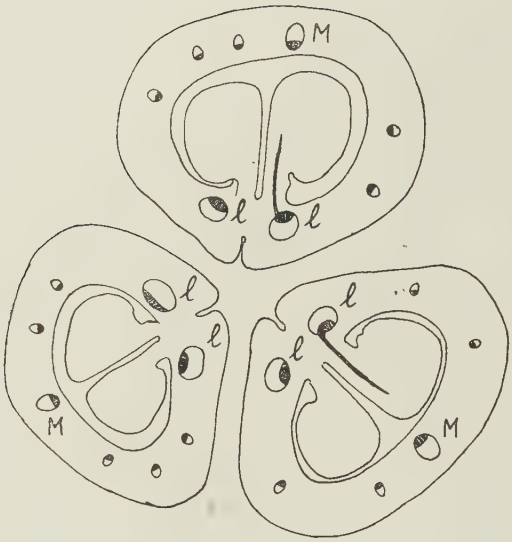
Origine : Jardin botanique du Muséum.

Comme dans le genre précédent la fleur est irrégulière. Le calice est formé de 5 sépales dissemblables : le sépale postérieur présente la forme d'un éperon droit coiffant les deux sépales latéraux à peine irréguliers. Les sépales antérieurs sont moins larges et plus allongés que les sépales latéraux. Il existe deux pétales en forme de cornet et superposés au sépale postérieur. Les étamines peu nombreuses sont insérées suivant l'ordre spiral comme chez les Nigelles. Le nombre des carpelles varie de 3 à 5.

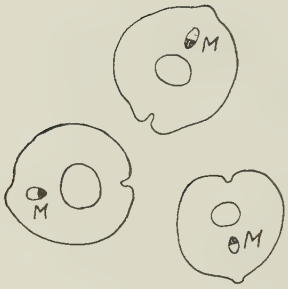
Course des faisceaux floraux.

Aconitum Lycoctonum L.

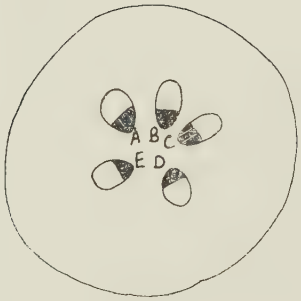
Comme l'indique Marié (59) le pédicelle renferme 5 faisceaux A, B, C, D, E (Fig. 24, III) : nous pouvons les considérer comme des faisceaux caulinaires. Les faisceaux C,



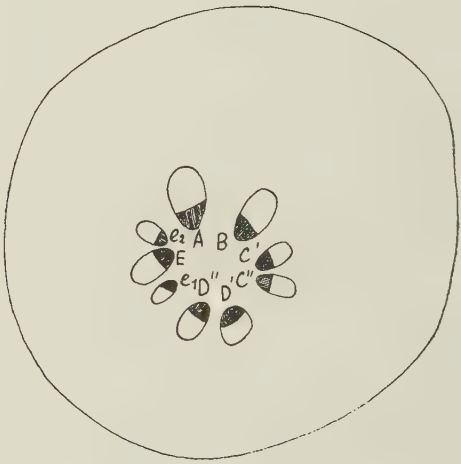
I



II



III



IV

Fig. 24. — *Delphinium Staphysagria* L. Coupes transversales de carpelles : I ; coupes transversales de styles : II. — *Aconitum Lycoctonum* L. Coupes transversales de pédicelle : III et IV.

l, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

D, E se divisent très tôt de sorte qu'une coupe de pédicelle présente en général plus de 5 faisceaux ; pour trouver ce même nombre de faisceaux, les coupes doivent être faites tout au début du pédicelle. Il n'est d'ailleurs pas rare de trouver quelques petits faisceaux secondaires qui se fusionnent assez rapidement avec les précédents.

Les faisceaux C et D se subdivisent pour donner les faisceaux C', C'', D', D'' ; d'autre part E émet latéralement les deux petits faisceaux e_1 et e_2. Un peu au-dessous des sépales nous trouvons donc les faisceaux suivants : A, B, C', C'', D', D'', e_1, E, e_2 (Fig. 24, IV). Sauf e_1 et e_2 tous ces faisceaux subissent des divisions qui sont indiquées dans le tableau ci-contre (Fig. 25, I) :

$$A \left\{ \begin{array}{l} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{array} \right. \quad B \left\{ \begin{array}{l} B_1 \\ \\ B_2 \end{array} \right. \quad C' \left\{ \begin{array}{l} C'_1 \\ C'_2 \\ C'_3 \end{array} \right. \quad D' \left\{ \begin{array}{l} D'_1 \\ D'_2 \\ D'_3 \end{array} \right. \quad D'' \left\{ \begin{array}{l} D''_1 \\ D''_2 \\ D''_2 \\ D''_3 \end{array} \right. \quad E \left\{ \begin{array}{l} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{array} \right.$$

Les faisceaux A_1, B_1, B_2, C'_3, C'', D'_3 donnent respectivement A'_1, B'_1, B'_2, C''_3, C''', *d* (Fig. 25, I).

Un certain nombre de faisceaux dont nous venons de voir la formation se dirigent vers la périphérie et constituent une partie des faisceaux sépalaires, les autres continuent leur course.

La Fig. 25, I indique la formation et l'origine des faisceaux sépalaires se rendant dans les 5 sépales qui sont supposés projetés sur un plan. On voit facilement que les faisceaux sépalaires *s* tels que nous les avons définis dans notre étude du genre *Aquilegia*, sont au nombre de 14. Ceux qui sont constitués par A'_1, D'_2 et E_2 se subdivisent chacun en deux faisceaux que nous appelons faisceaux sépalaires secondaires, nous les désignons par *s*'. La répartition de ces deux sortes de faisceaux sépalaires chez les différents sépales est la suivante (Fig. 25, I) :

sépale postérieur : 1 faisceau *s*' + 4 faisceaux *s* ;
sépale latéral (droite) : 2 faisceaux *s* + 1 faisceau *s*' ;
sépale antérieur (droite) : 1 faisceau *s*' + 2 faisceaux *s* ;

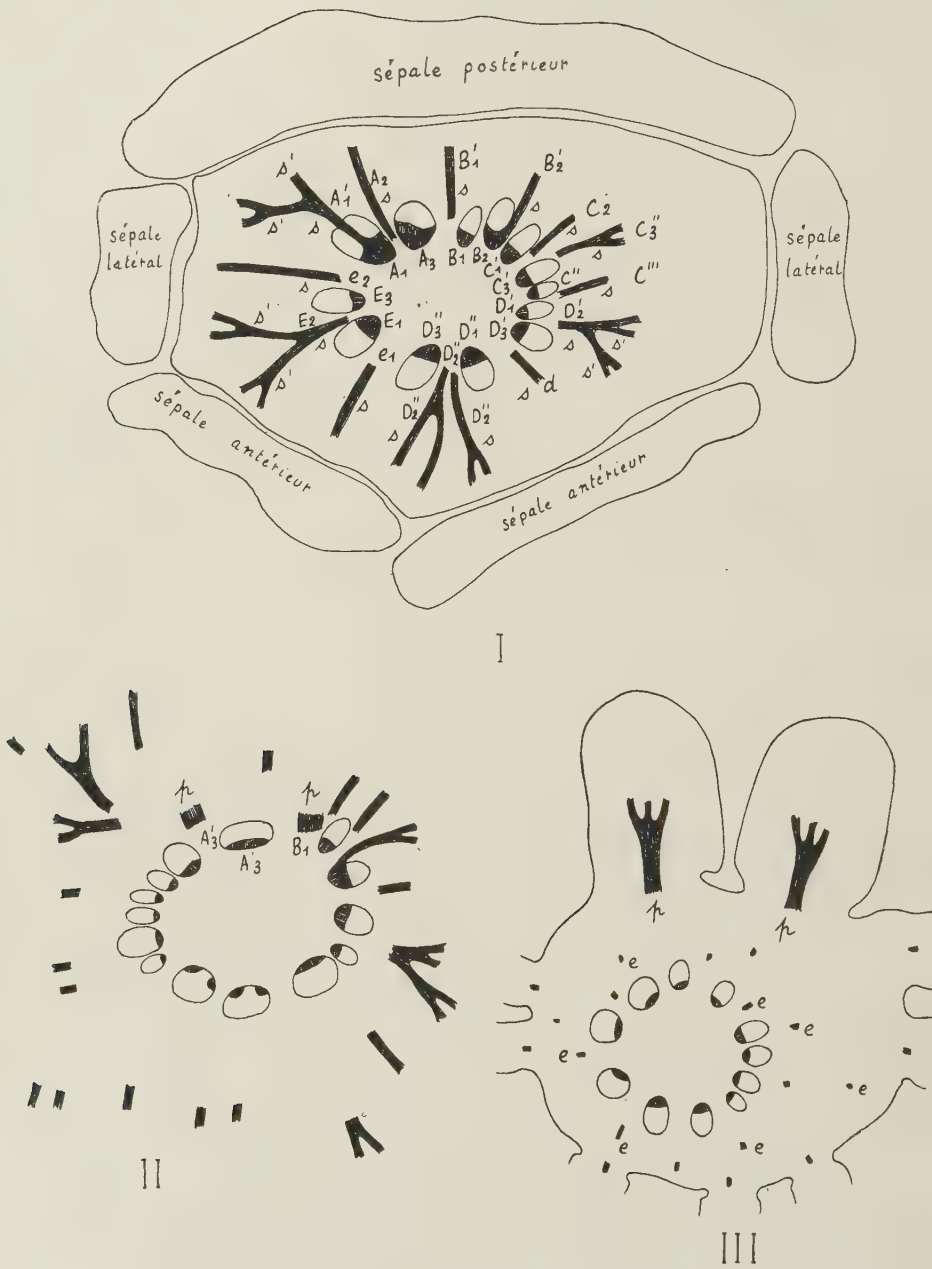


Fig. 25. — *Aconitum Lycoctonum* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des sépales ; II, au niveau des pétales ; III, au niveau des premières étamines.

s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal.

sépale antérieur (gauche) : 2 faisceaux *s* + 1 faisceau *s'* ;
sépale latéral (gauche) : 1 faisceau *s* + 2 faisceaux *s'* ;

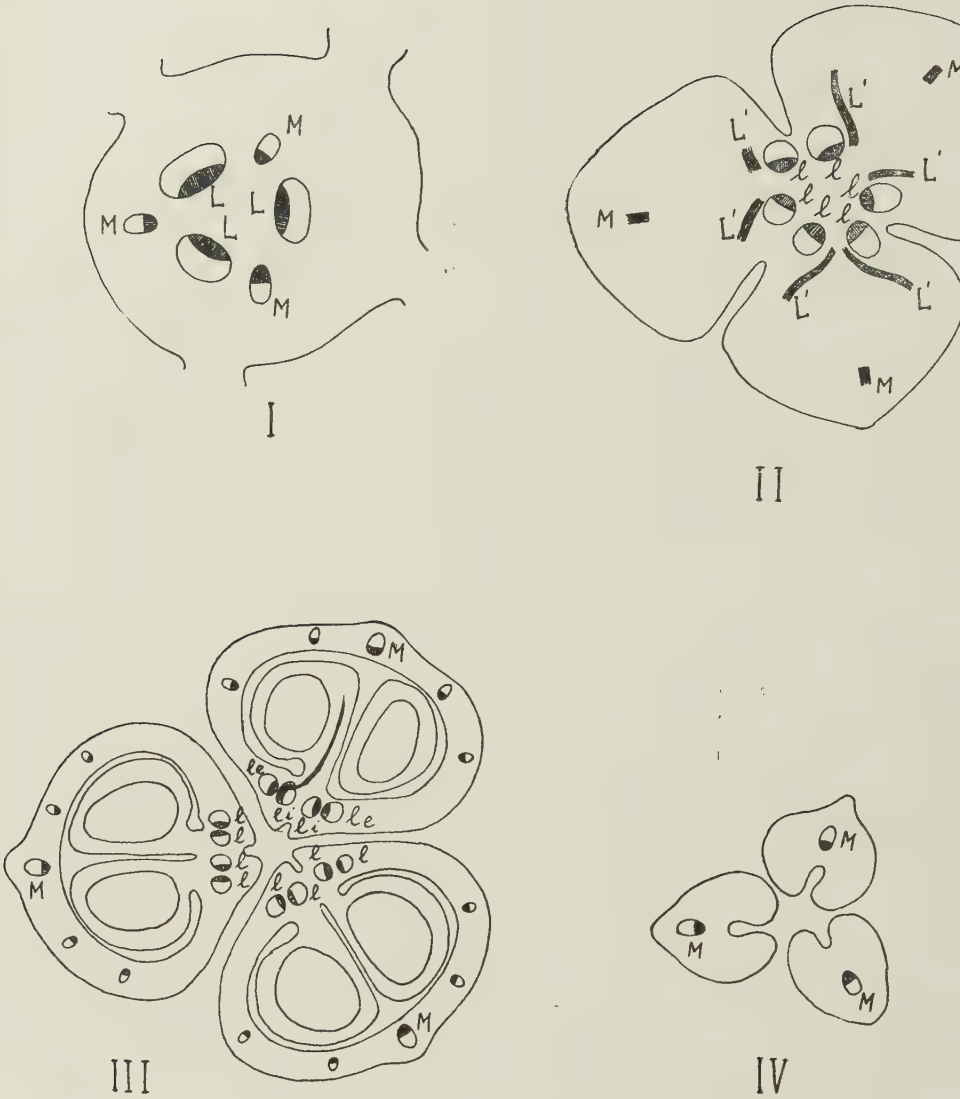
Quant aux deux faisceaux pétalaires *p* ils sont fournis : l'un par B_1, l'autre par A'_3 dérivé de A_3. Ils présentent assez rapidement la division caractéristique en 3 branches principales (Fig. 25, II et III, Pl. IV, Fig. 1).

La formation des faisceaux staminaux est analogue à celle du genre précédent.

A la base des carpelles, nous trouvons 3 faisceaux prélatéraux *L* alternant avec 3 faisceaux médians *M* (Fig. 26, I) ; nous retrouvons donc ici le stade des faisceaux prélatéraux qui n'existait pas dans le genre *Delphinium*. Les faisceaux médians gagnent la périphérie, entre temps les faisceaux prélatéraux se divisent pour donner les 6 faisceaux latéraux *l* correspondant aux 3 carpelles (Fig. 26, II). Les faisceaux carpellaires prélatéraux et médians sont formés suivant le même processus que les faisceaux latéraux et médians du genre *Delphinium*.

Il y a lieu de remarquer que la totalité des faisceaux prélatéraux ne participe pas à la formation des faisceaux latéraux, car les faisceaux en question émettent latéralement des faisceaux *L'* qui se dirigent vers le faisceau médian pour se relever ensuite verticalement (Fig. 26, II). Contrairement à ce que nous avons vu chez presque tous les genres étudiés jusqu'à présent les faisceaux latéraux *l* se subdivisent en deux faisceaux *li* et *le* (Fig. 26, III et Pl. III, Fig. 5).

Cette particularité n'a pas été indiquée par Lonay (57). De même que chez *Nigella diversifolia* qui présente une subdivision analogue des faisceaux latéraux, le plus interne *li* fournit les faisceaux qui se rendent dans les ovules, tandis que le plus externe *le* fournit les branches transversales qui vont rejoindre le faisceau médian. Le style ne renferme qu'un seul faisceau, prolongement du faisceau médian (Fig. 26, IV).


M
L
L
L
M
M
I
L'
L'
L'
L'
L'
L'
M
M
M
II
M
M
M
M
le
le
le

Les courses des faisceaux floraux des espèces *A. autumnale*, *A. Napellus*, *A. anthora* sont analogues à celle que nous venons de décrire, en exceptant toutefois les particularités suivantes :

1° les faisceaux pétalaires de *A. autumnale* ne présentent que deux branches principales au lieu des trois branches habituelles ;

2° chez l'espèce *A. anthora* le nombre des faisceaux pédicellaires est plus élevé que chez les autres espèces, il en est de même des faisceaux sépalaires, puisque chaque sépale est innervé par 5 faisceaux sépalaires.

Remarque. — D'après Baillon (2) la corolle des Aconits se compose de 8 pétales sur lesquels deux seulement sont normalement développés, les six autres étant très réduits. Or, chez les espèces de ce genre que nous avons étudiées, nous n'avons jamais observé d'autres pétales que les deux pétales postérieurs innervés chacun par un faisceau pétalaire caractéristique. Nous croyons donc pouvoir conclure que, tout au moins chez les espèces dont il vient d'être question, la corolle se compose seulement de deux pétales qu'il soit possible de caractériser quant à la nervation.

Conclusion.

La course des faisceaux floraux du genre *Aconitum* est analogue dans l'ensemble à celle du genre *Delphinium*, concordant en cela avec la morphologie florale. Contrairement à ce qui se passe dans le genre *Delphinium*, le nombre des faisceaux sépalaires du sépale postérieur est plus élevé que celui des autres sépales.

La formation et le nombre des faisceaux pétalaires sont semblables chez les Aconits et les *Delphinium* du 1er groupe : type *D. Ajacis*. Cette dernière analogie constitue selon nous un argument en faveur de notre thèse qui indique dans la fleur des *Delphinium* deux pétales postérieurs partiellement soudés au lieu d'un seul partiellement dédoublé. La

formation des faisceaux carpellaires se rapproche davantage du genre *Nigella* que du genre *Delphinium*.

Genre *Trollius* L.

Espèces étudiées : *Trollius acaulis* Lindl. *Trollius europaeus* L. *Trollius asiaticus* L.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

L'espèce *T. acaulis* se sépare assez nettement des deux autres qui sont très voisines. Les fleurs des *Trollius* possèdent en principe 5 sépales et 5 pétales, mais très souvent leur nombre est plus élevé, en particulier chez les espèces *T. europaeus* et *T. asiaticus*. Les fleurs de *T. acaulis* que nous avons examinées possédaient 5 sépales. Les étamines très nombreuses sont disposées sur une ligne spirale. Les carpelles également très nombreux, contiennent des ovules disposés comme dans les genres précédents.

Course des faisceaux floraux.

Nous étudierons la course des faisceaux floraux des deux espèces *T. acaulis* et *T. europaeus*.

Trollius acaulis Lindl.

Le pédicelle contient 8 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E, F, G, H, avec quelques faisceaux secondaires x et y (Fig. 27, I).

Excepté les faisceaux H et G, tous les faisceaux caulinaires se divisent en 3 faisceaux (Fig. 27, III).

Ces divisions sont indiquées dans le tableau suivant :

$$A \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{matrix} \right. \quad B \left\{ \begin{matrix} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{matrix} \right. \quad C \left\{ \begin{matrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{matrix} \right. \quad D \left\{ \begin{matrix} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{matrix} \right. \quad E \left\{ \begin{matrix} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{matrix} \right.$$

$$F \left\{ \begin{matrix} F_1 \\ F_2 \\ F_3 \end{matrix} \right. \quad G \left\{ \begin{matrix} G_1 \\ G_2 \\ G_3 \\ G_4 \end{matrix} \right.$$

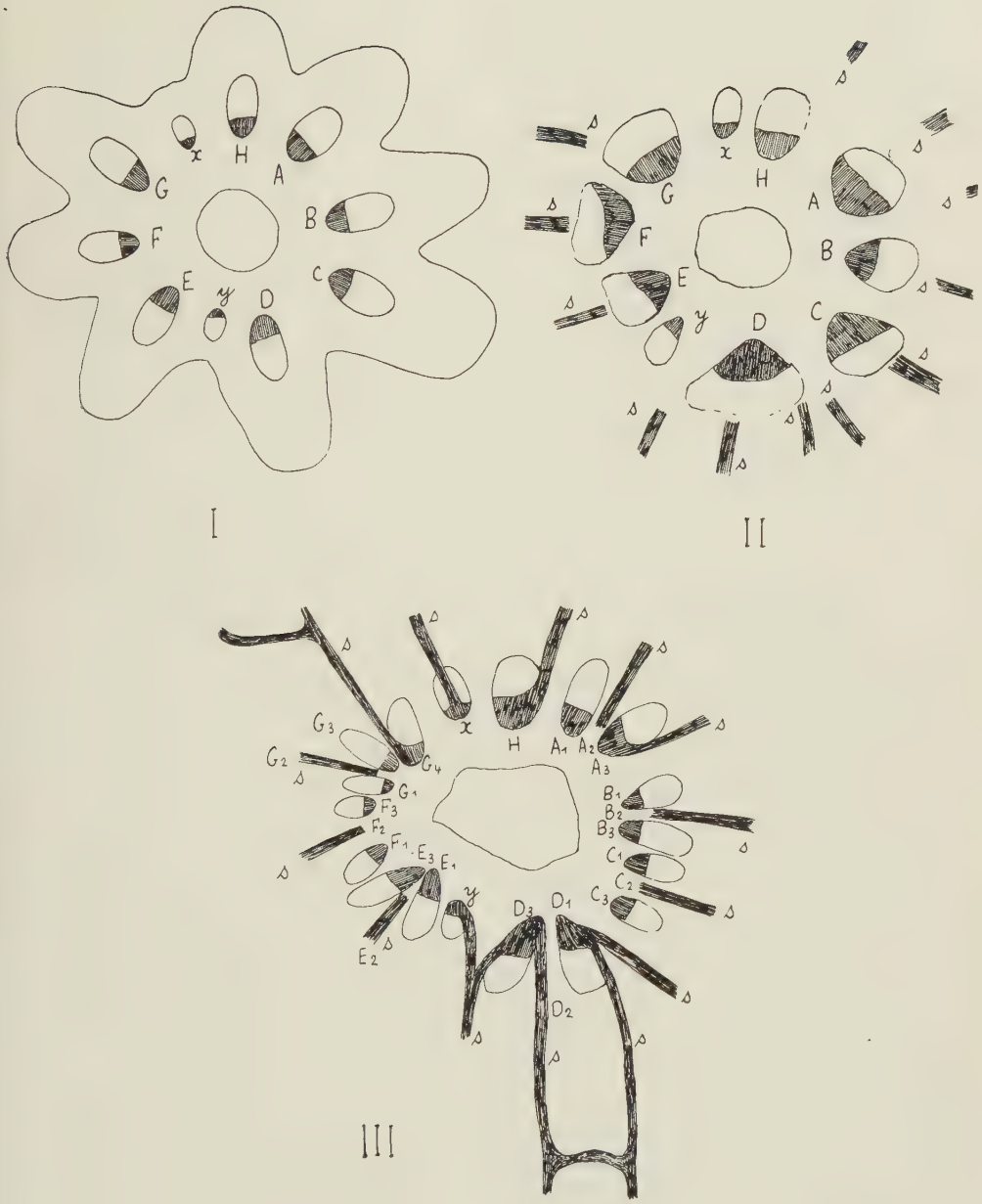


Fig. 27. — *Trollius acaulis* Lindl. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales. *s*, faisceau sépalaire.

Chaque sépale est innervé par 3 faisceaux sépalaires *s*, de même que chez *Nigella sativa* les faisceaux sépalaires sont des faisceaux récurrents (Fig. 27, II). Presque tous ces faisceaux sont constitués par les faisceaux A_2, B_2, C_2, D_2, E_2, F_2, G_2, les autres sont donnés par les faisceaux *x*, H, A_3, D_1, D_3, *y*, G_4 (Fig. 27, III). Les faisceaux pétalaires *p* qui présentent la division caractéristique en 3 branches principales sont fournis par les faisceaux de l'axe floral sans ordre déterminé (Fig. 28, I et II). Comme dans le genre *Helleborus* les faisceaux staminaux sont formés soit aux dépens des parties centrales des faisceaux de l'axe floral, soit latéralement ; nous nous proposons d'ailleurs de revenir en détail sur cette question à propos de l'espèce suivante.

Dans tous les genres que nous avons étudiés jusqu'à présent, nous avons vu à la base des carpelles les faisceaux de l'axe floral s'organiser de façon à former les faisceaux carpellaires médians et prélatéraux, ces derniers se subdivisant plus ou moins rapidement en faisceaux carpellaires latéraux. Dans certains cas les faisceaux de l'axe floral peuvent donner directement les faisceaux latéraux sans passer par le stade prélatéral. Chez *T. acaulis*, au contraire, le faisceau médian *M* et les faisceaux latéraux *l* de chaque carpelle dérivent d'un seul faisceau de l'axe floral (Fig. 28, III). En effet à la base des carpelles, nous voyons les faisceaux de l'axe floral se diviser en trois parties : une partie centrale qui gagne la périphérie pour constituer le faisceau médian *M* et deux parties latérales qui forment les faisceaux latéraux *l* (Fig. 28, III et IV). La formation des différents faisceaux carpellaires de *T. acaulis* est en quelque sorte plus tardive que dans les genres précédents. La formation des faisceaux ovulaires et des branches transversales se fait suivant le processus habituel. Le style renferme 5 faisceaux : les deux faisceaux latéraux *l*, le faisceau médian *M* et deux faisceaux *m* donnés par ce dernier.

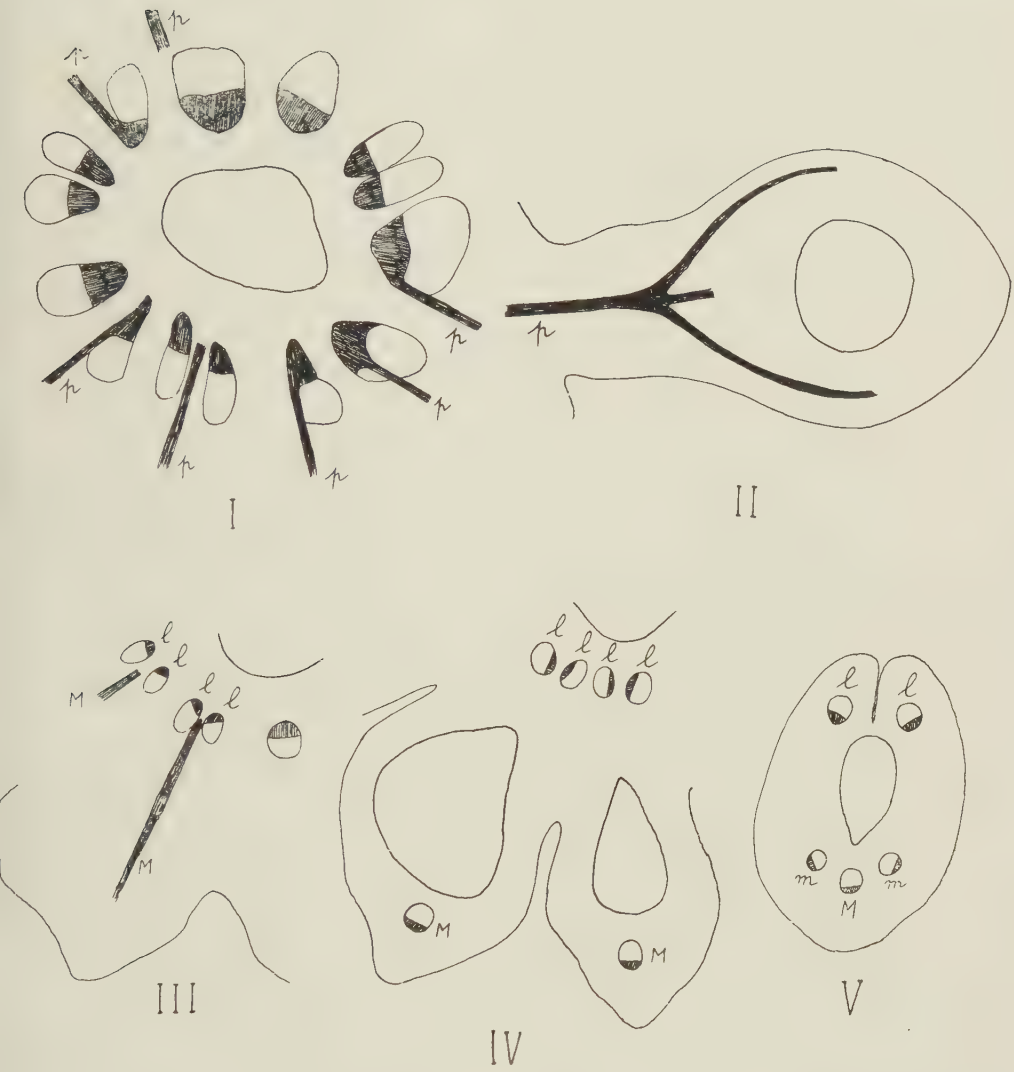


Fig. 28. — *Trollius acaulis* Lindl. Coupe transversale de la fleur au niveau des pétales : I ; coupe transversale de pétale : II ; coupes transversales de carpelles : III, IV et V.

p, faisceau pétalaire ; *l*, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Remarque. — Smith (82) a décrit chez l'espèce *Trollius laxus* Salisb. une course des faisceaux floraux analogue à celle que nous venons de voir chez *T. acaulis*. D'après cet auteur les carpelles des *Trollius* sont dérivés d'une forme ayant un plus grand nombre d'ovules ; en effet, il n'y a pas d'ovules correspondant aux derniers faisceaux ovulaires donnés par les faisceaux latéraux : c'est également ce que nous avons observé.

Trollius europaeus L.

Nous étudierons un exemplaire comportant un grand nombre de sépales.

L'organisation du pédicelle est analogue à celle de l'espèce précédente, sauf que les faisceaux pédicellaires secondaires sont plus nombreux (Fig. 29, I).

Etant donné leur nombre, les sépales se recouvrent les uns les autres, de sorte que les mêmes faisceaux caulinaires donnent les faisceaux sépalaires de plusieurs sépales superposés. Nous allons étudier en détail la formation des faisceaux sépalaires de quelques sépales.

La Fig. 29, II montre les faisceaux sépalaires de deux sépales : le 1er est innervé par 6 faisceaux sépalaires : s_1, s_2, s_3, s_4, s_5, s_6 ; le 2e par 7 faisceaux sépalaires s'_1, s'_2, s'_3, s'_4, s'_5, s'_6, s'_7. Tous ces faisceaux sont des faisceaux récurrents, en examinant la suite des coupes nous les voyons se raccorder avec les faisceaux caulinaires B, C, D, E. Nous voyons ainsi que les 6 faisceaux du 1er sépale sont fournis par les deux faisceaux caulinaires B et C (Fig. 29, III) et ceux du 2e par les faisceaux caulinaires C, D, E (Fig. 29, IV). Pendant ce temps les 4 faisceaux sépalaires, s''_1, s''_2, s''_3, s''_4 d'un 3e sépale apparaissent derrière ceux du 2e ; ils sont fournis par les faisceaux caulinaires C et D (Fig. 30, I).

Au point de départ des faisceaux sépalaires, les faisceaux caulinaires forment un anneau libéro-ligneux presque

Fig. 29. — *Trollius europaeus* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, III et IV, au niveau des sépales. *s*, *s'*, *s''*, faisceaux sépalaires.

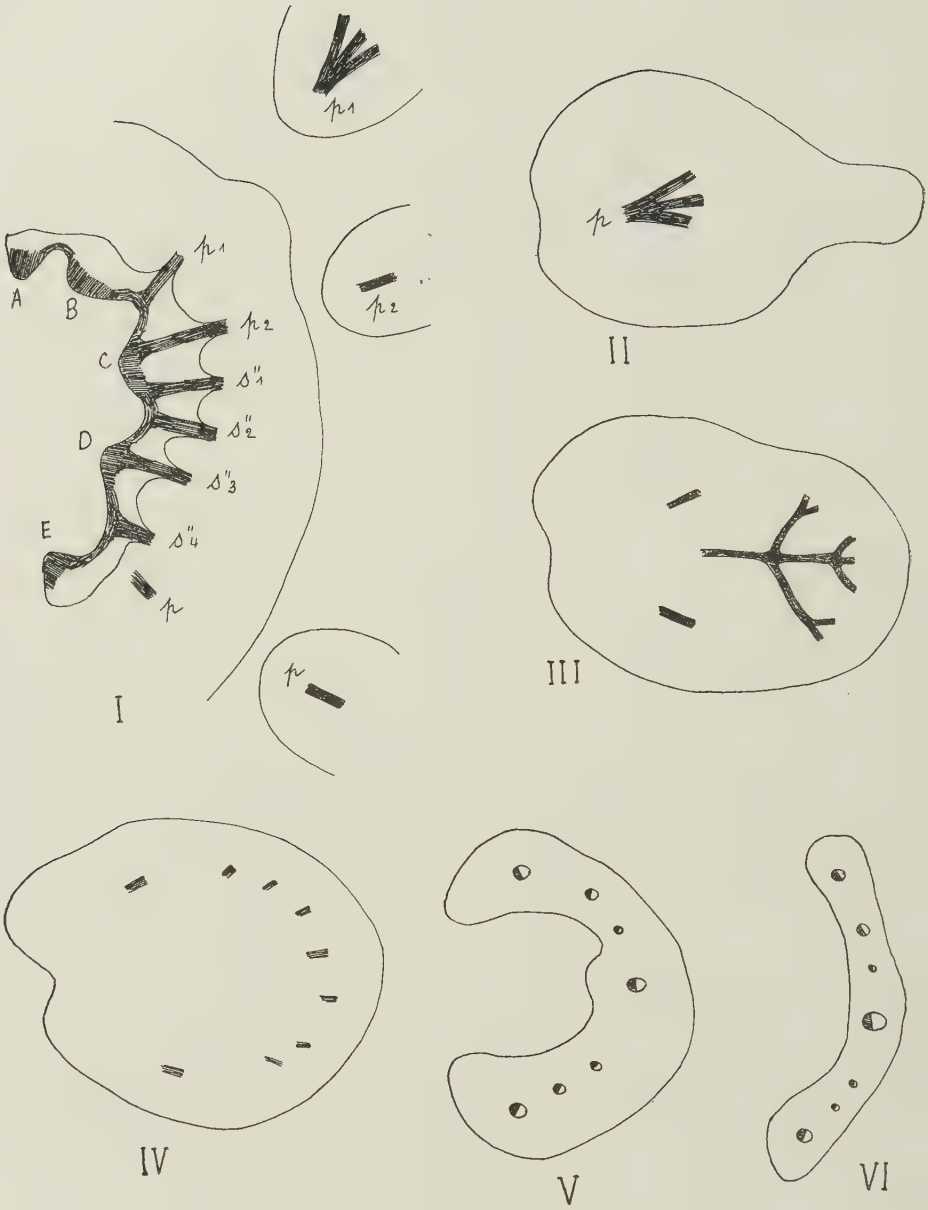


Fig. 30. — *Trollius europaeus* L. Coupe transversale de la fleur au niveau des premiers pétales : I ; coupes transversales de pétales à différents niveaux : II, III, IV, V, VI. *p*, faisceau pétalaire.

continu (Fig. 29, IV et Fig. 30, I). La Fig. 30, I montre également le point de départ de deux faisceaux pétalaires p_1 et p_2, leur origine est identique à celle des faisceaux sépalaires. Au début les faisceaux pétalaires se divisent en 3 branches principales (Fig. 30, II) ; celle du centre se divise plusieurs fois, de sorte qu'une coupe transversale de pétale même faite au début présente un assez grand nombre de faisceaux (Fig. 30, III, IV, V et VI).

De même que dans le genre *Helleborus* et l'espèce précédente, les faisceaux staminaux se forment suivant deux processus différents :

1er *processus* : Les faisceaux staminaux sont émis latéralement par les faisceaux de l'axe floral : cas des faisceaux staminaux e_3, e_4, e_5, e_6 (Fig. 31, I). Tous les faisceaux staminaux des genres *Aquilegia*, *Nigella* se forment suivant ce processus.

2e *processus* : D'autres faisceaux staminaux sont formés par les parties centrales des faisceaux de l'axe floral : cas des faisceaux staminaux e_7, e_1, e_2 (Fig. 31, I), quant aux parties latérales elles constituent des faisceaux qui continuent leur course et donnent des faisceaux staminaux suivant l'un ou l'autre des deux processus. Il peut arriver qu'après l'émission du faisceau staminal, le faisceau de l'axe floral reste indivis par suite de la fusion des parties latérales qui reconstituent ce dernier faisceau : nous faisons rentrer ce cas dans le 1er processus, le 2e processus étant caractérisé essentiellement par la division complète des faisceaux de l'axe floral : division qui résulte du départ de leur partie centrale.

La formation des faisceaux carpellaires est assez particulière.

Nous étudierons en détail la nervation de quelques carpelles : à cette fin nous suivrons les transformations de 3 faisceaux de l'axe floral R, S, T que nous trouvons tout à la base des carpelles en question.

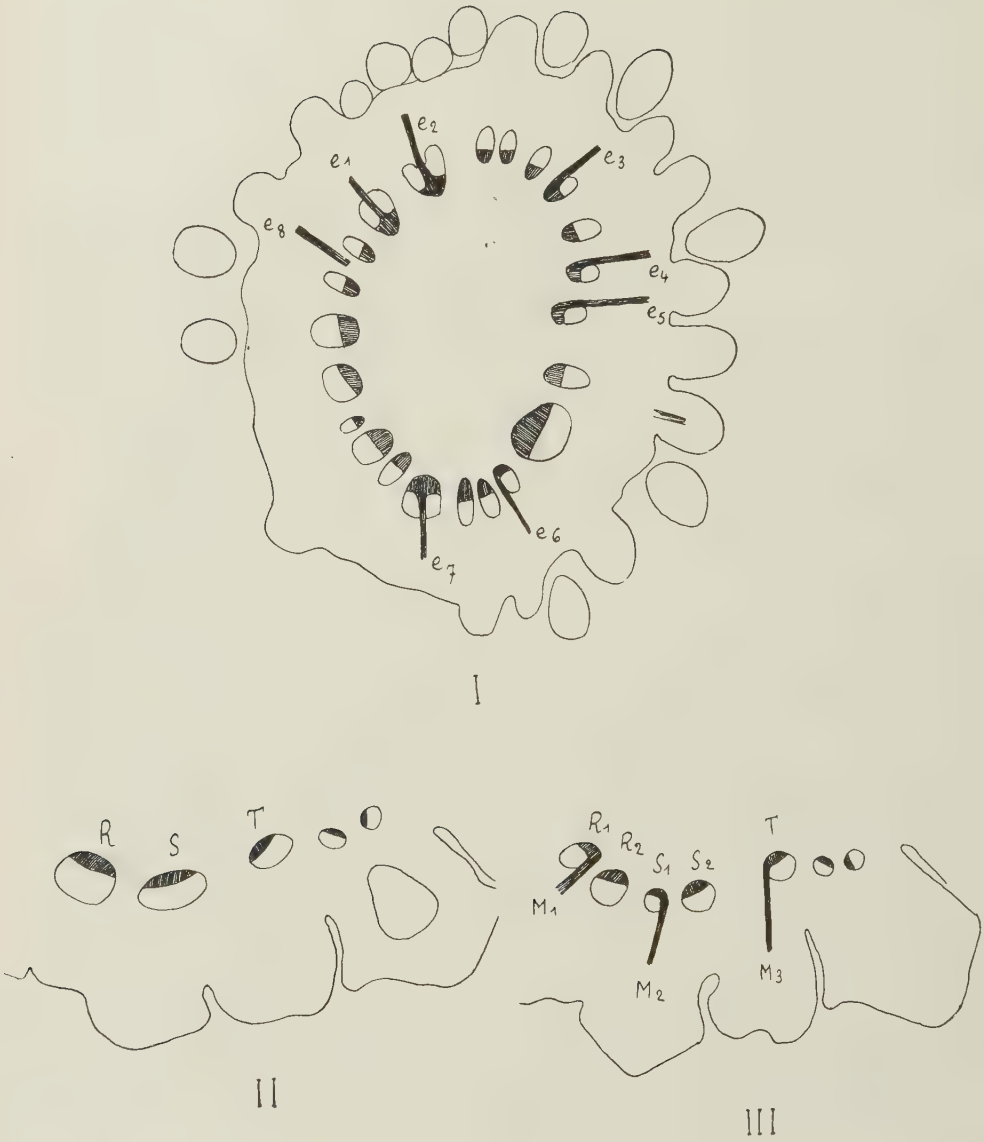


Fig. 31. — *Trollius europaeus* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des étamines ; II et III, à la base des carpelles.

e, faisceau staminal.

Tout d'abord R et S se divisent pour donner respectivement les faisceaux R_1, R_2, S_1, S_2. Ensuite les faisceaux R_1, S_1, T émettent latéralement les faisceaux M_1, M_2, M_3 (Fig. 31, III).

Les faisceaux M_1, M_2, M_3 ne sont autre chose que les faisceaux médians de 3 carpelles différents. La formation des faisceaux carpellaires latéraux est particulièrement complexe.

Alors que les faisceaux R_1, S_1, T ne subissent aucune transformation, les faisceaux R_2 et S_2 se divisent chacun en 3 faisceaux : R_2 donne en effet 3 faisceaux R'_2 et S_2 3 faisceaux S'_2 (Fig. 32, I). Le faisceau R'_2 le plus proche de S_1 se fusionne avec ce dernier faisceau pour former le faisceau $S_1 . R'_2$.

Tous ces faisceaux dont nous venons de voir la formation constituent les faisceaux latéraux des carpelles dont il vient d'être question.

Le tableau suivant indique la répartition et l'origine des faisceaux carpellaires par carpelle (Fig. 32, II) :

Faisceaux latéraux	R_1	$S_1R'_2$	S'_2
Faisceaux médians	M_1	M_2	M_3
Faisceaux latéraux	R'_2	S'_2	T

Remarquons que deux faisceaux R'_2 et S'_2 ne prennent pas part à la nervation des carpelles précédents ; ils émigrent quelque peu vers le centre de l'axe floral et fournissent ultérieurement les faisceaux carpellaires d'autres carpelles (Fig. 32, II).

Dans chaque carpelle le faisceau médian *M* donne latéralement deux petits faisceaux *m* qui se subdivisent à leur tour en faisceaux *m'* (Fig. 32, III, IV et V) de sorte que le style renferme 7 faisceaux : un faisceau médian *M*, 2 faisceaux latéraux *l* et 4 faisceaux *m'* (Fig. 32, VI).

La Fig. 33 représente une coupe longitudinale dans la fleur de *T. europaeus*, passant sensiblement par le centre de l'axe floral ; les lettres correspondent à celles des coupes transversales.

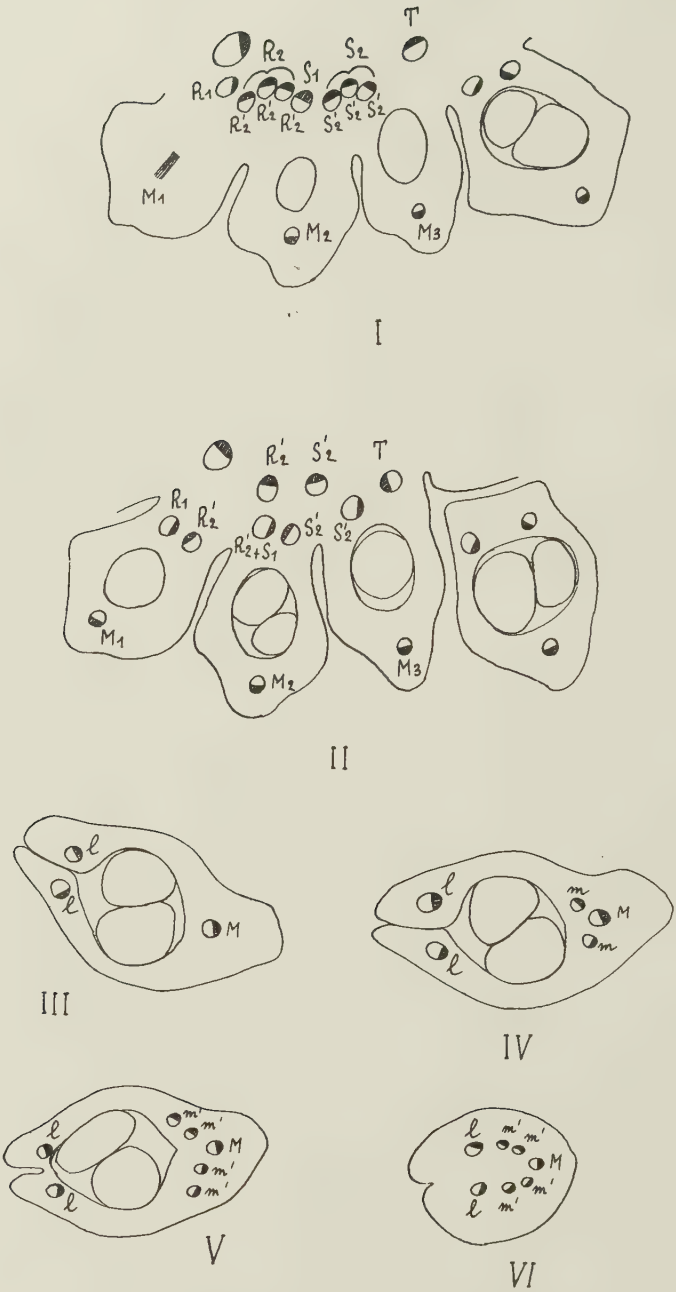


Fig. 32. — *Trollius europaeus* L. Coupes transversales de carpelles à différents niveaux : I, II, III, IV, V ; coupe transversale de style : VI.

l, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

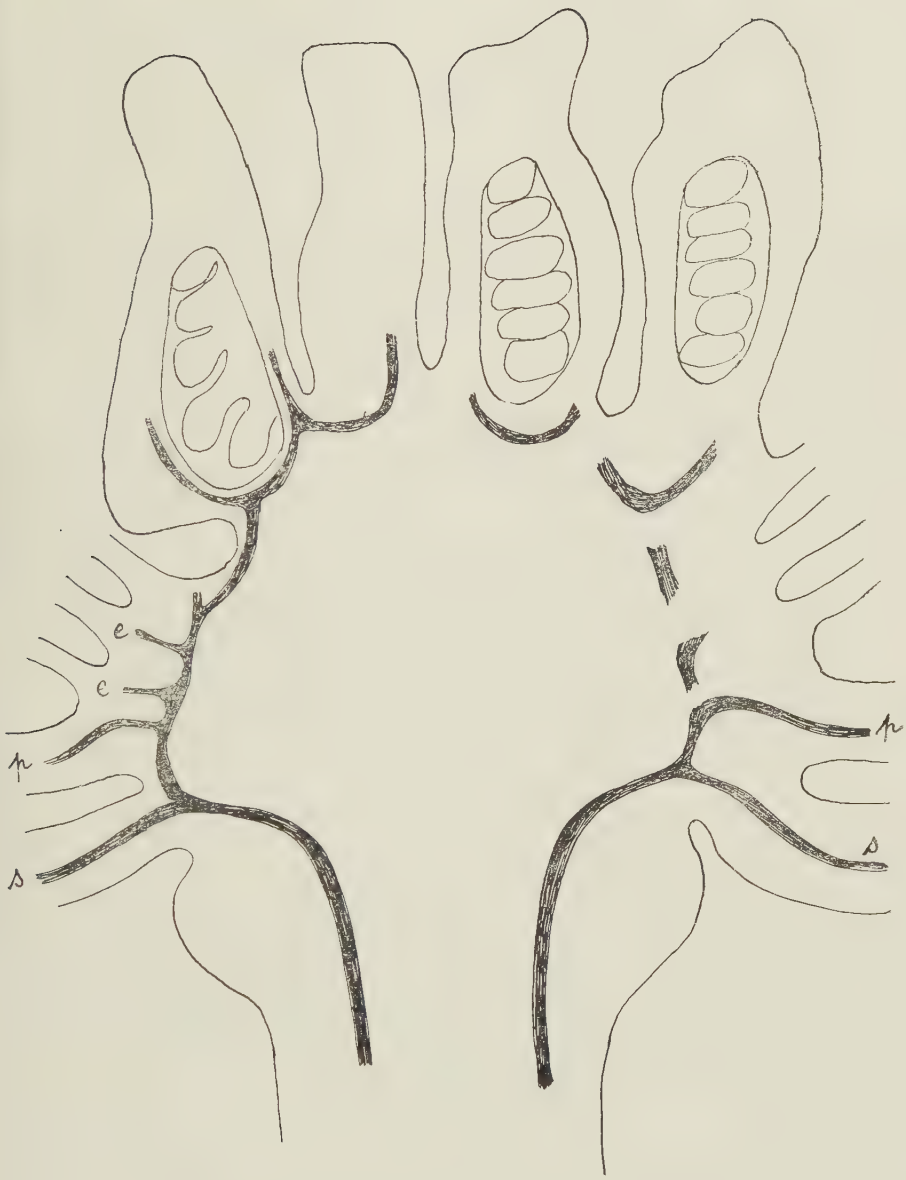


Fig. 33. — *Trollius europaeus* L. Coupe longitudinale de la fleur, passant sensiblement par le centre de l'axe floral (mêmes lettres que pour les coupes transversales).

La course des faisceaux floraux de *T. asiaticus* est exactement semblable à celle que nous venons de décrire.

Conclusion.

La nervation des sépales de *T. acaulis* est analogue à celle des sépales des Nigelles, par contre les sépales de *T. europaeus* sont innervés par un nombre élevé de faisceaux sépalaires. Les faisceaux pétalaires ne présentent aucun caractère particulier. La formation des faisceaux staminaux se rapproche de celle du genre *Helleborus*. Celle des faisceaux carpellaires au contraire diffère de ce que nous avons observé dans les genres précédents. En effet, dans l'espèce *T. acaulis* les faisceaux carpellaires médian et latéraux de chaque carpelle dérivent d'un seul faisceau de l'axe floral. Chez *T. europaeus* les faisceaux de l'axe floral à la base des carpelles donnent seulement un faisceau latéral et un faisceau médian, l'autre faisceau latéral étant fourni par un faisceau de l'axe floral voisin, suivant un processus assez complexe.

Genre *Caltha* L.

Espèce étudiée : *Caltha palustris* L.
Origine : Jardin botanique du Muséum.

Le calice de *Caltha palustris* se compose de 5 sépales pétaloïdes, les pétales font défaut ; les étamines et les carpelles sont analogues à ceux du genre *Trollius*.

Course des faisceaux floraux.

Caltha palustris L.

Bien que Marié (61) indique 4 faisceaux pédicellaires principaux, le pédicelle contient le plus souvent 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E accompagnés d'un nombre variable

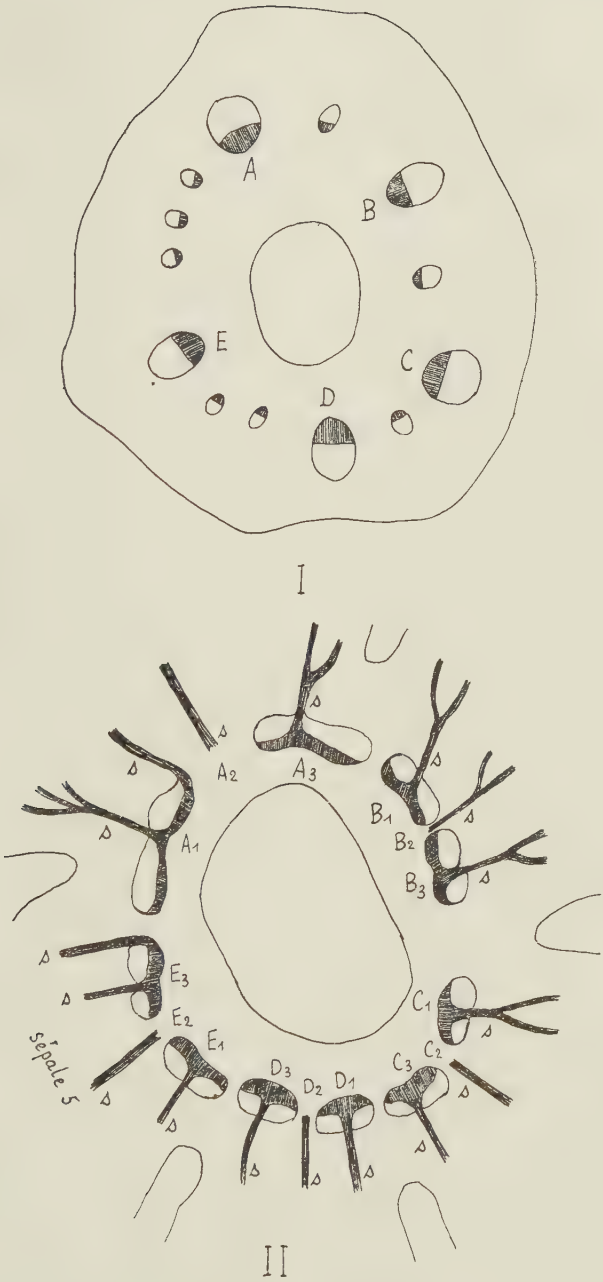


Fig. 34. — *Caltha palustris* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, au niveau des sépales.
s, faisceau sépalaire.

de faisceaux secondaires (Fig. 34, I). Chacun des 5 faisceaux caulinaires se divise en 3 faisceaux, comme l'indique le tableau suivant (Fig. 34, II) :

$$A \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{matrix} \right. \quad B \left\{ \begin{matrix} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{matrix} \right. \quad C \left\{ \begin{matrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{matrix} \right. \quad D \left\{ \begin{matrix} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{matrix} \right. \quad E \left\{ \begin{matrix} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{matrix} \right.$$

Les 5 sépales sont innervés chacun par 3 faisceaux sépalaires *s* : les uns sont constitués par les faisceaux A_2, B_2, C_2, D_2, E_2, les autres proviennent des parties centrales des faisceaux A_1, A_3, B_1, B_3, C_1, C_3, D_1, D_3, E_1, F_3 (Fig. 34, II). On trouve parfois des sépales innervés par 4 faisceaux sépalaires (cas du sépale 5. Fig. 34, II). La formation des faisceaux staminaux est analogue à celle des *Trollius*.

La plupart des faisceaux carpellaires sont formés suivant un processus analogue à celui que nous avons décrit chez *Trollius acaulis*. Quelques-uns toutefois sont formés suivant un processus qui se rapproche de celui que nous avons vu chez *Trollius europaeus* : soit en effet deux faisceaux de l'axe floral R et S, le faisceau R émet un faisceau carpellaire médian, les deux faisceaux carpellaires latéraux sont constitués par les faisceaux R et S (Fig. 35, I).

La formation de l'un des faisceaux latéraux — celui qui est constitué par le faisceau S — est beaucoup plus simple que celle des faisceaux latéraux de l'espèce *T. europaeus*.

Les faisceaux ovulaires sont formés suivant le processus des genres précédents (Fig. 35, II).

Le style renferme 3 faisceaux : prolongements des faisceaux médian et latéraux.

Remarque. — La course des faisceaux floraux de *Caltha palustris* a été étudiée par Smith, nos résultats concordent avec ceux obtenus par cet auteur, avec cette restriction qu'il indique un nombre de faisceaux pédicellaires plus élevé en relation d'ailleurs avec un nombre plus élevé de sépales.

Fig. 35. — *Caltha palustris* L. Coupe transversale de la fleur à la base des carpelles : I ; coupe transversale de carpelle : II.

l, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Conclusion.

La course des faisceaux floraux du genre *Caltha* est dans son ensemble très voisine de celle du genre *Trollius*, la principale différence résultant de l'absence des pétales.

Genre *Actaea* L.

Espèces étudiées : *Actaea racemosa* L., *Actaea spicata* L.
Origine : Jardin botanique du Muséum.

La position systématique de ce genre semble encore incertaine, puisque suivant les auteurs nous le trouvons classé dans des tribus différentes : dans la tribu des Helléborées par Bentham et Hooker (6), Engler et Prantl (70) ; dans la tribu des Paeoniées par De Candolle (22) et Bonnier (14), et enfin dans la série des Clématidées par Baillon (2) (la série des Clématidées de ce dernier auteur comprend les genres *Clematis*, *Thalictrum* et *Actaea*). Nous examinerons par la suite les données de la course des faisceaux floraux à ce sujet.

Les fleurs du genre *Actaea* possèdent un nombre variable de sépales : de 3 à 6 ; les pétales qui sont assez réduits sont également en nombre variable : de 4 à 10. Les étamines sont assez nombreuses. Les carpelles contenant de nombreux ovules disposés comme dans les genres précédents ont leur nombre réduit à un seul chez plusieurs espèces ; en particulier chez celles que nous étudions.

Course des faisceaux floraux.

Nous étudierons la course des faisceaux floraux des deux espèces : *A. racemosa* et *A. spicata*, qui diffèrent sensiblement.

Actaea racemosa L.

Le pédicelle contient 4 faisceaux caulinaires A, B, C, D (Fig. 36, I). Les faisceaux A, B, D se subdivisent en don-

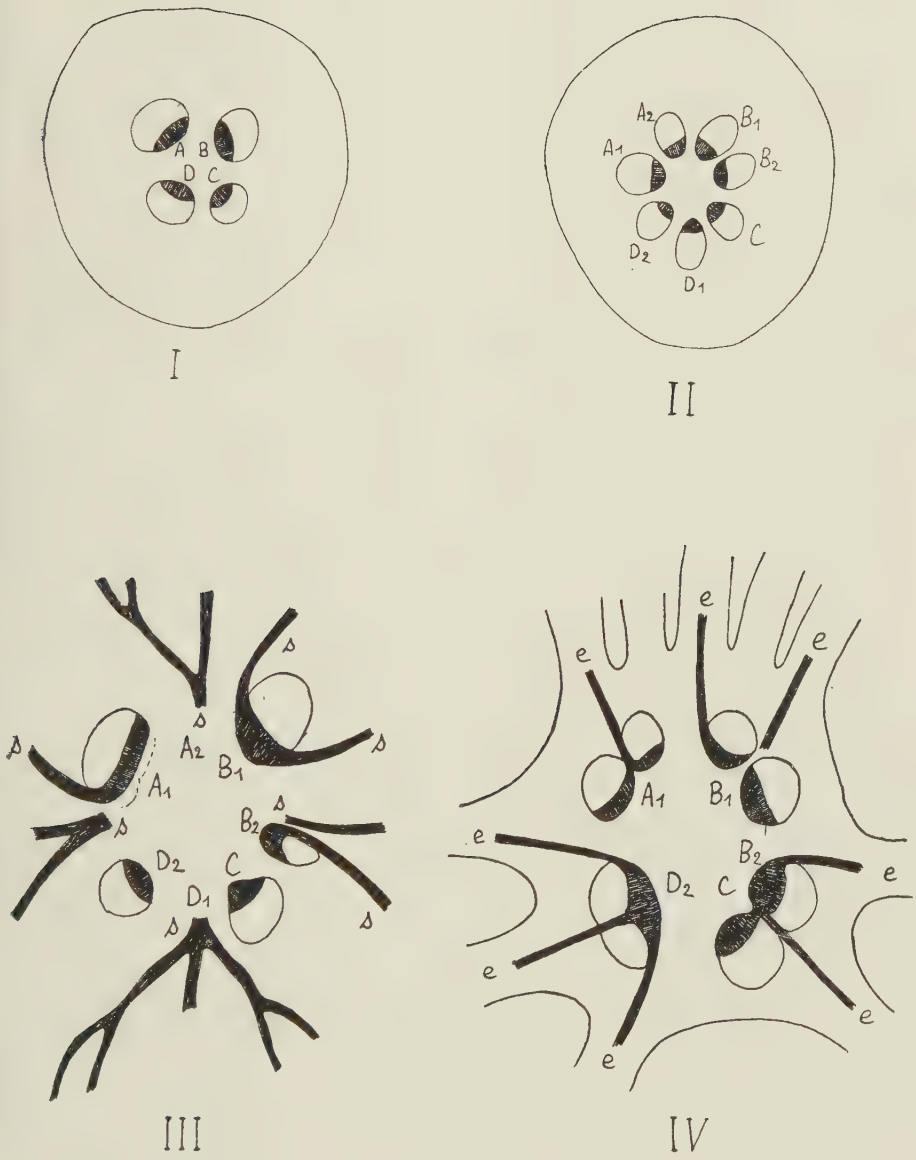


Fig. 36. — *Actaea racemosa* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des étamines.

s, faisceau sépalaire ; *e*, faisceau staminal.

nant les faisceaux A_1, A_2, B_1, B_2, D_1, D_2 ; le faisceau C reste indivis (Fig. 36, II). La Fig. 36, III montre la formation des faisceaux sépalaires aux dépens de ces derniers faisceaux. Chacun des 4 sépales est innervé par un nombre variable de faisceaux sépalaires *s* : de 1 à 3. Dans le cas de deux faisceaux sépalaires, l'un d'eux se divise très tôt en deux branches principales, dans le même ordre d'idées le faisceau sépalaire unique se divise en trois branches principales. La nervation des sépales d'*A. racemosa* est donc analogue à celle que nous avons observée chez *Nigella damascena* et *Garidella nigellastrum*.

D'après Smith (82) les sépales des espèces *Actaea alba* L. et *Actaea rubra* Ait. sont innervés par 3 faisceaux dérivés d'un faisceau commun : dans l'espèce que nous étudions, c'est le cas du sépale innervé par un faisceau sépalaire unique constitué par D_1 (Fig. 36, III). Les pétales sont innervés par un seul faisceau pétalaire à trois branches comme chez les autres genres. La formation des faisceaux staminaux *e* se fait suivant les processus qui nous avons vus dans le genre Trollius (Fig. 36, IV). Au-dessus du niveau des dernières étamines, ainsi que l'indique Smith, les faisceaux de l'axe floral se fusionnent pour former ensuite les trois faisceaux carpellaires médian et latéraux du carpelle unique. Comme dans le genre *Eranthis* le carpelle est muni d'un pétiole carpellaire dans lequel les faisceaux carpellaires sont déjà individualisés (Fig. 37, I). A la base du carpelle proprement dit le faisceau médian *M* gagne la périphérie ainsi que les deux petits faisceaux $l\gamma$ qui sont donnés par les deux faisceaux *l* (Fig. 37, II et III). Les faisceaux $l\gamma$ se relèvent ensuite verticalement (Fig. 37, IV). Les faisceaux ovulaires, de même que les branches transversales reliant les faisceaux médian et latéraux, sont formés comme dans les genres précédents.

Le style renferme les deux faisceaux latéraux et le faisceau médian à sa base, à sa partie supérieure on trouve seulement le faisceau médian (Fig. 37, V et VI).

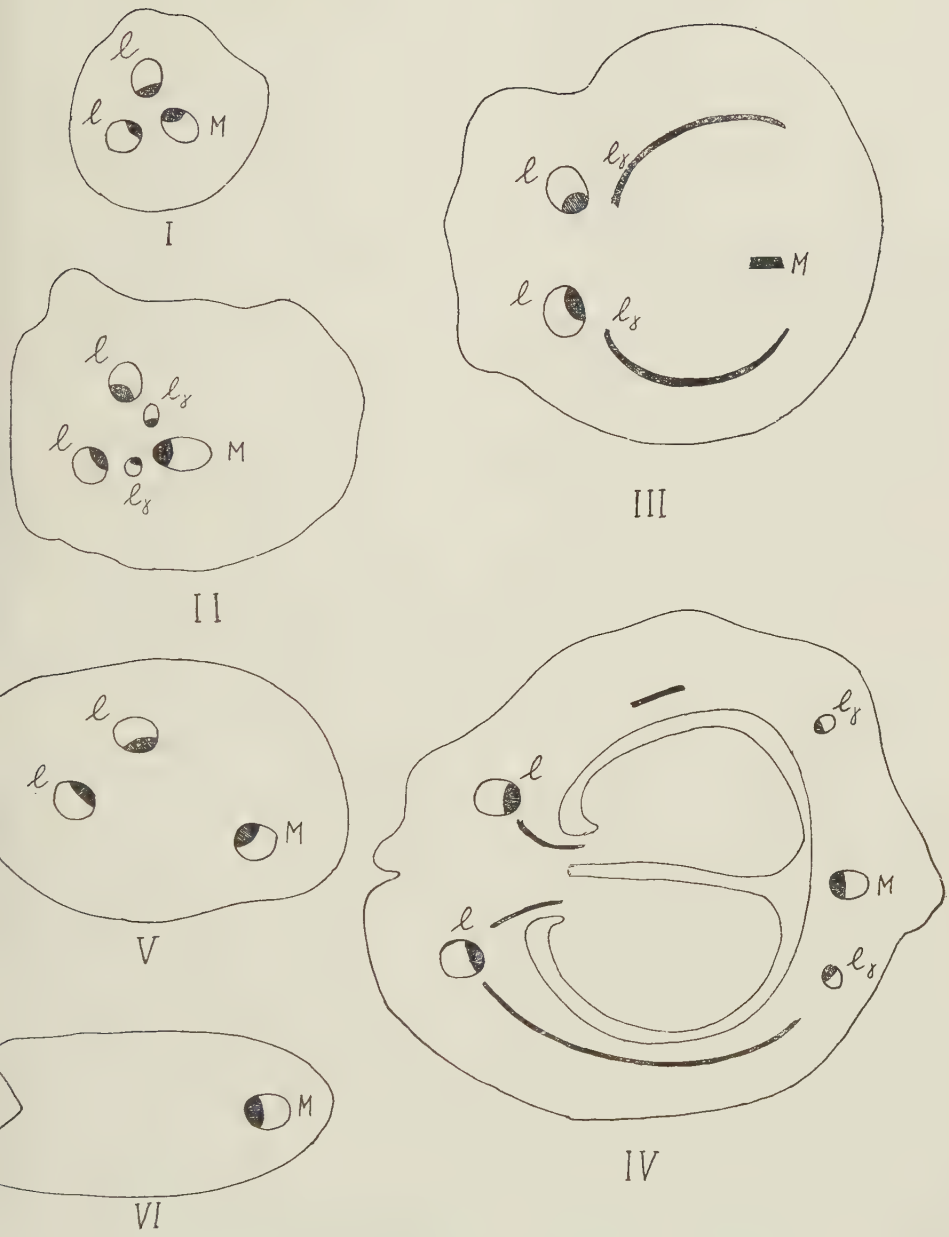


Fig. 37. — *Actaea racemosa* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, à la base du carpelle ; III et IV, carpelle ; V et VI, style.

l, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Actaea spicata L.

Le pédicelle contient 3 faisceaux caulinaires A, B, C (Fig. 38, I), mais, comme ces faisceaux se subdivisent rapidement, une coupe de pédicelle pratiquée trop près du calice montre presque toujours un nombre de faisceaux plus élevé.

Les divisions des faisceaux caulinaires sont résumées dans le tableau suivant (Fig. 38, II) :

$$A \begin{cases} A_1 \\ A_2 \end{cases} \qquad B \begin{cases} B_1 \\ B_2 \begin{cases} B'_2 \\ B'_2 \end{cases} \end{cases} \qquad C \begin{cases} C_1 \begin{cases} C'_1 \\ C'_1 \end{cases} \\ C_2 \end{cases}$$

La Fig. 38, II indique l'origine et la formation des faisceaux sépalaires *s* à partir de ceux qui dérivent des divisions des faisceaux caulinaires. L'un des sépales est innervé par deux faisceaux sépalaires dont l'un se divise en deux branches principales, les deux autres par un faisceau sépalaire à trois branches. Les faisceaux pétalaires et staminaux sont analogues à ceux de l'espèce précédente.

Au niveau des dernières étamines, nous trouvons un certain nombre de faisceaux dans l'axe floral ; ces derniers se fusionnent de façon à former deux faisceaux très inégaux F_1 et F_2 que nous retrouvons dans le pétiole carpellaire (Fig. 38, III et IV). Le faisceau F_1 constitue l'un des faisceaux carpellaires latéraux *l* (Fig. 39, I). Le faisceau F_2 se subdivise en trois faisceaux qui sont : le second faisceau carpellaire latéral *l*, le faisceau médian *M* et un faisceau *lx* (Fig. 39, I). Le faisceau *lx* se dirige vers la périphérie du carpelle puis se relève ensuite verticalement, de même que le faisceau *m* donné par le faisceau médian (Fig. 39, II). Pour le reste de son organisation le carpelle est tout à fait analogue à celui de l'espèce précédente.

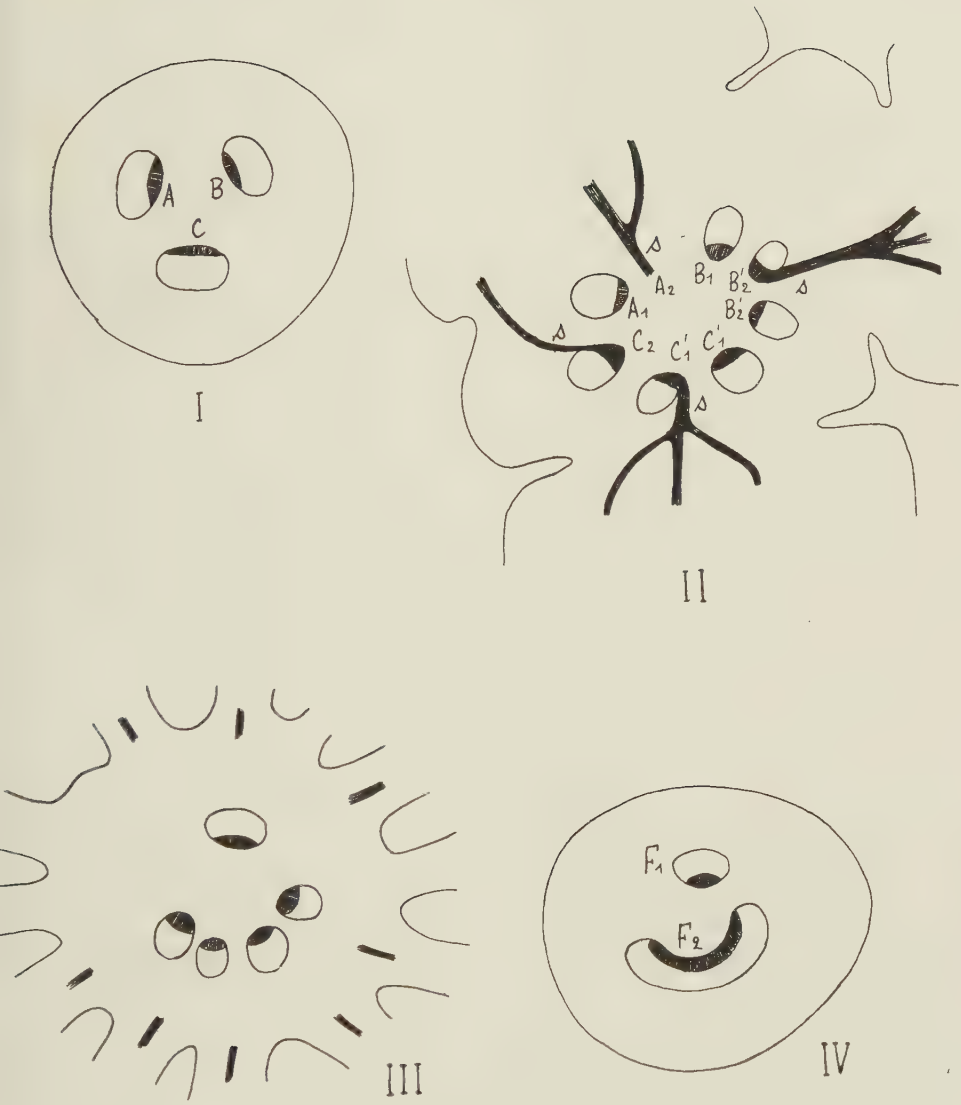


Fig. 38. — *Actaea spicata* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, au niveau des sépales ; III, au niveau des étamines ; IV, à la base du carpelle.
s, faisceau sépalaire.

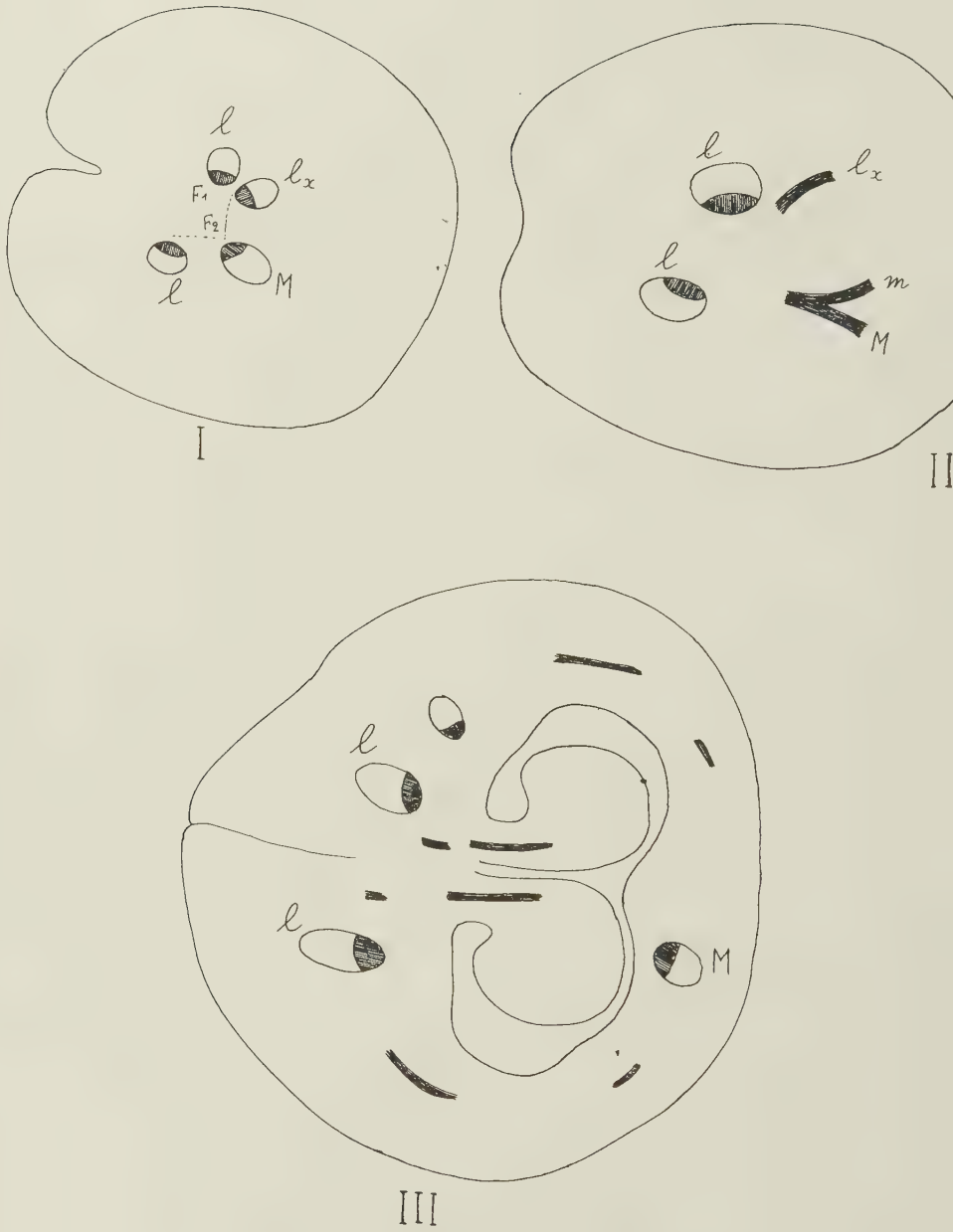


Fig. 39. — *Actaea spicata* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, base du carpelle ; III, carpelle.
l, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Conclusion.

La nervation des sépales du genre *Actaea* est analogue à celle des espèces *Nigella damascena* et *Garidella nigellastrum*. Les faisceaux pétalaires et staminaux sont analogues à ceux du genre *Nigella*. Les faisceaux carpellaires sont les mêmes que ceux des genres étudiés jusqu'à présent. De tous ces faits nous croyons pouvoir déduire que le genre *Actaea* doit être classé dans la tribu des Helléborées et de plus au voisinage des genres *Nigella* et *Eranthis* dont il est certainement plus proche que des genres *Trollius* et *Caltha*, tout au moins au point de vue de la course des faisceaux floraux. Au contraire, ainsi que nous le verrons par la suite, l'anatomie florale des genres *Clematis* et *Paeonia* est toute différente de celle du genre *Actaea*.

Genre *Isopyrum* L.

Espèce étudiée : *Isopyrum fumarioides* L.

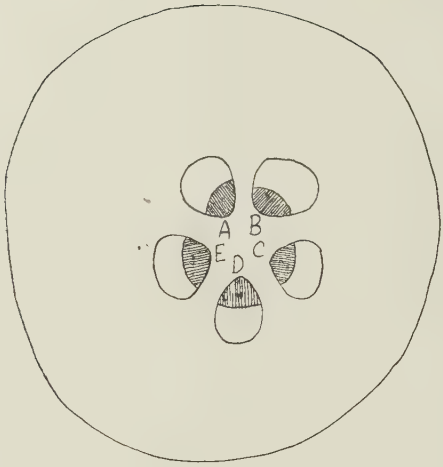
Origine : Jardin botanique du Muséum.

Les sépales sont au nombre de 5, il en est de même des pétales qui sont de plus petite taille. Les étamines sont assez nombreuses, le gynécée se compose d'un petit nombre de carpelles qui renferment des ovules peu nombreux disposés comme dans les genres précédents.

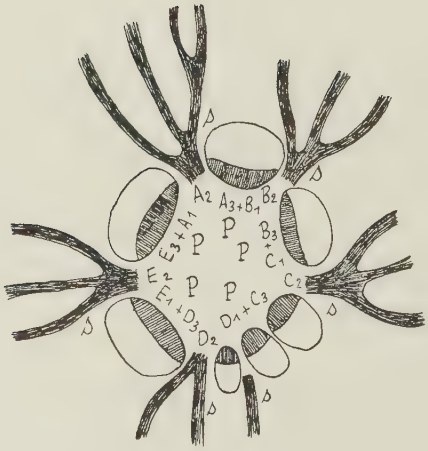
Course des faisceaux floraux.

Isopyrum fumarioides L.

Le pédicelle renferme 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E (Fig. 40, I). Ces faisceaux subissent des transformations régulières qui rappellent ce que nous avons observé dans les genres *Aquilegia* et *Garidella* : tout d'abord cha-



I



II

Fig. 40. — *Isopyrum fumarioides* L. Coupes transversales de la fleur ; I, pédicelle ; II, au niveau des sépales. *s*, faisceau sépalaire.

cun d'eux se divise en 3 faisceaux : un faisceau central et deux faisceaux latéraux (Fig. 40, II). Ces divisions sont indiquées dans le tableau suivant :

$$A \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{matrix} \right. \qquad B \left\{ \begin{matrix} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{matrix} \right. \qquad C \left\{ \begin{matrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{matrix} \right. \qquad D \left\{ \begin{matrix} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{matrix} \right. \qquad E \left\{ \begin{matrix} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{matrix} \right.$$

Les faisceaux centraux sont désignés par les lettres portant l'indice 2 et les faisceaux latéraux par les lettres portant les indices 1 et 3.

Les faisceaux latéraux se fusionnent ensuite deux à deux pour donner 5 faisceaux P analogues à ceux que nous avons caractérisés dans les genres *Aquilegia* et *Garidella*.

Les fusions des faisceaux latéraux sont les suivantes (Fig. 40, II) E_3+A_1, A_3+B_1, B_3+C_1, C_3+D_1, D_3+E_1.

Quant aux faisceaux centraux ils gagnent la périphérie de l'axe floral et constituent les faisceaux sépalaires *s*. Les sépales sont le plus souvent innervés par un seul faisceau sépalaire qui se divise très tôt en 3 branches principales (Fig. 40, II).

Le faisceau central D_2 ne donne que 2 branches principales, dans ce cas un peu particulier l'équivalent de la 3e branche principale est constitué par un 2e faisceau sépalaire fourni par le faisceau D_1+C_3 (Fig. 40, II).

Comme dans le genre *Aquilegia*, les faisceaux pétalaires *p* sont formés aux dépens des parties centrales des faisceaux P (Fig. 41, I). De même que dans les genres précédents les faisceaux pétalaires se divisent en 3 branches principales. Dans le genre *Isopyrum* cette dernière division des faisceaux pétalaires ne peut servir à les caractériser que par rapport aux faisceaux staminaux qui restent toujours indivis, puisque d'une façon générale la nervation des sépales est la même que celle des pétales, contrairement à ce qui se passe chez les autres genres de la tribu des Helléborées. La seule différence entre ces deux sortes de faisceaux est que la division en trois branches principales du

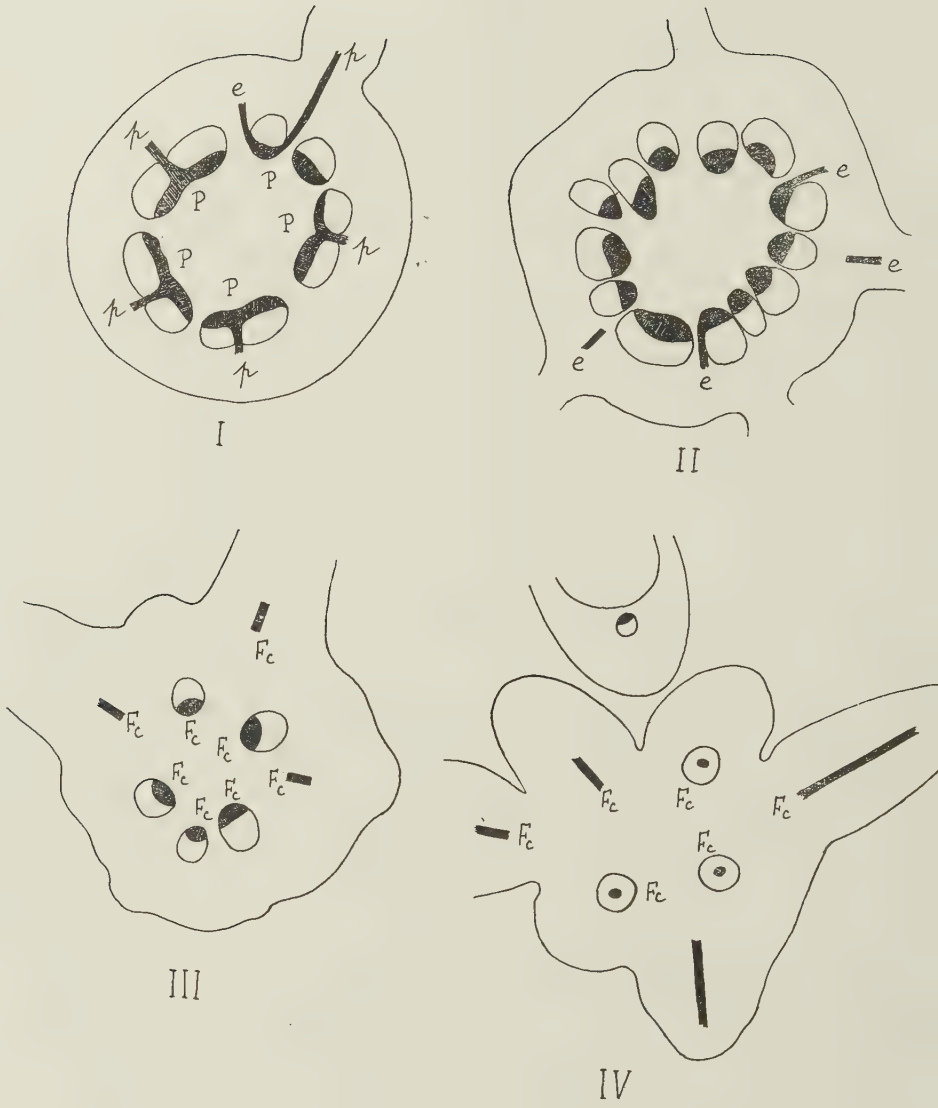


Fig. 41. — *Isopyrum fumarioides* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des pétales ; II, au niveau des étamines ; III et IV, à la base des carpelles.

p, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal ; *Fc*, faisceau carpellaire.

faisceau sépalaire se fait beaucoup plus tôt que celle du faisceau pétalaire.

D'ailleurs dans les genres *Nigella*, *Garidella* et *Aactaea*, nous avions déjà rencontré des sépales innervés par un faisceau sépalaire à trois branches, mais à titre d'exception.

La formation des faisceaux staminaux *e* ne présente rien de particulier (Fig. 41, II).

A la base des carpelles nous trouvons dans l'axe floral 8 faisceaux *Fc* qui ne tardent pas à s'individualiser, le liber entourant complètement le bois, puis à se repartir irrégulièrement aussi bien dans l'écorce que dans la moelle. Les transformations des faisceaux *Fc* amènent ainsi la désorganisation de l'axe floral, nous dirons que ce dernier s'éteint (Fig. 41, III et IV), nous verrons d'ailleurs une désorganisation de l'axe tout à fait analogue dans la tribu des Anémonées.

Chacun des 8 faisceaux *Fc* se rend dans un carpelle, nous allons suivre l'un d'eux. Tout à la base du carpelle, le faisceau *Fc* se divise en deux faisceaux : un faisceau médian *M* et un faisceau prélatéral *L* (Fig. 42, I, IV et V), ce dernier se subdivise rapidement pour donner les deux faisceaux latéraux *l* (Fig. 42, II, III, IV, V). Une coupe transversale de carpelle montre en dehors des faisceaux médian et latéraux quelques petits faisceaux provenant du redressement de certains faisceaux donnés par les branches transversales qui relient les faisceaux latéraux au faisceau médian (Fig. 42, III).

Les faisceaux *Fc* sont équivalents à ceux des faisceaux de l'axe floral des genres *Trollius* et *Caltha* qui donnent par leur subdivision les faisceaux carpellaires médian et latéraux, par contre ils n'ont pas d'équivalents chez les autres genres de la tribu des Helléborées où ces derniers faisceaux proviennent directement de la désorganisation de l'axe. Nous désignerons les faisceaux *Fc* sous le nom de faisceaux carpellaires : dénomination que nous conserverons pour les faisceaux analogues que nous retrouverons dans les tribus

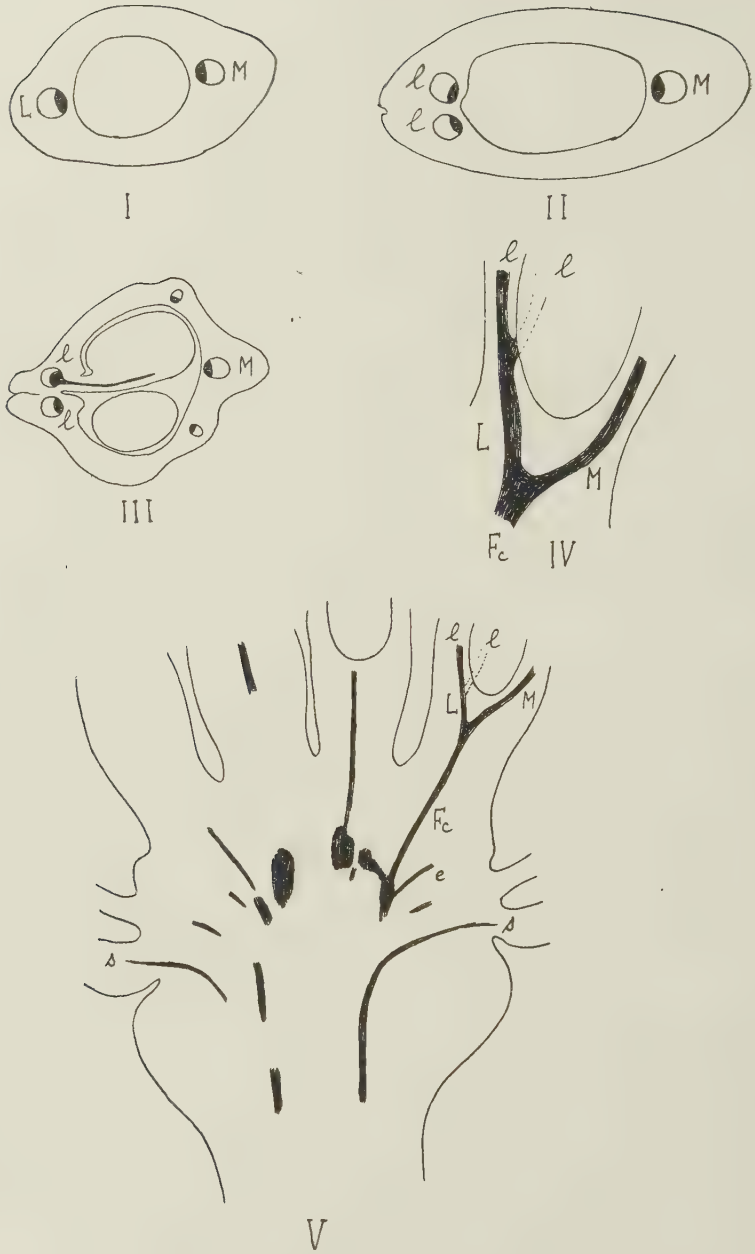


Fig. 42. — *Isopyrum fumarioides* L. Coupes transversales de carpelle : I, II, III ; coupe longitudinale de la partie inférieure d'un carpelle : IV ; coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral : V.

Fc, faisceau carpellaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *l*, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

des Anémonées et des Renonculées. La formation des différents faisceaux carpellaires médian et latéraux aux dépens d'un seul faisceau de l'axe floral est donc analogue à celle des genres *Trollius* et *Caltha*, toutefois elle est beaucoup plus tardive puisque les faisceaux en question se forment à l'intérieur même du carpelle, complètement en dehors de l'axe floral (Fig. 42, V).

Au point de vue de la nervation des carpelles, le genre *Isopyrum* se rapproche de la tribu des Anémonées : plusieurs genres de cette tribu en effet présentent une désorganisation de l'axe analogue à celle que nous venons de décrire, de plus chaque carpelle est innervé par un seul faisceau qui se divise en deux faisceaux médian et prélatéral. Toutefois contrairement à ce qui se passe dans la tribu des Helléborées le faisceau prélatéral reste indivis sauf dans le genre *Adonis* qui est d'ailleurs un genre de transition entre les deux tribus.

Conclusion.

Les principales caractéristiques de la course des faisceaux floraux du genre *Isopyrum* sont les suivantes : d'une part la nervation des sépales par un seul faisceau sépalaire à trois branches principales qui est analogue à celle des pétales, et d'autre part la formation tardive des différents faisceaux carpellaires. Si le genre *Isopyrum* appartient bien à la tribu des Helléborées par ses 3 faisceaux carpellaires médian et latéraux de même que par la disposition des ovules dans les carpelles, certains caractères tels que : la désagrégation particulière de l'axe floral au-dessus du niveau des dernières étamines, la nervation des carpelles tout au moins à leur base, la réduction du nombre des ovules, nous rapprochent de la tribu des Anémonées.

La tribu des Helléborées et les théories appendiculaire et axile.

Au-dessus du niveau des dernières étamines, les faisceaux de l'axe floral se comportent différemment suivant les genres pour donner les faisceaux carpellaires ; nous distinguerons à ce sujet 4 cas assez bien caractérisés.

1er cas. — Chez les genres *Aquilegia*, *Nigella*, *Actaea*, les faisceaux carpellaires dérivent de la désagrégation de l'anneau libéro-ligneux plus ou moins complet formé par la fusion des faisceaux de l'axe floral.

2e cas. — Chez les genres *Helleborus*, *Eranthis*, *Garidella*, les faisceaux carpellaires proviennent des faisceaux de l'axe floral soit directement soit après fusion.

3e cas. — Chez les genres *Delphinium*, *Aconitum*, les faisceaux de l'axe floral se concentrent pour former les faisceaux carpellaires.

4e cas. — Chez les genres *Trollius*, *Caltha*, *Isopyrum*, contrairement aux genres précédents, les différents faisceaux carpellaires d'un même carpelle dérivent de la division d'un seul faisceau de l'axe floral. Cette division est très tardive dans le genre *Isopyrum* où elle se fait à l'intérieur du carpelle.

Dans ces différents cas, la formation des faisceaux carpellaires provoque toujours la désorganisation ou extinction de l'axe floral. En effet, dans les quatre cas que nous venons de citer, les conditions normales de l'existence de l'axe ne sont plus remplies au niveau des faisceaux carpellaire, c'est-à-dire : l'orientation normale des faisceaux d'une part et d'autre part leur disposition autour d'une moelle continue. Puisque l'axe floral s'éteint en donnant les faisceaux carpellaires, nous en concluons qu'il ne participe pas directement à la nervation des carpelles qui sont ainsi de nature appendiculaire et non axile.

TRIBU DES HELLÉBORÉES

Résumé.

Le pédicelle renferme un certain nombre de gros faisceaux que nous appelons faisceaux caulinaires et à partir desquels se forment tous les faisceaux des différentes pièces florales : sépales, pétales, étamines, carpelles. Les involucres au contraire sont innervés par des faisceaux pédicellaires propres. A côté des faisceaux caulinaires on observe presque toujours un nombre variable de petits faisceaux ou faisceaux secondaires et qui se fusionnent plus ou moins tôt avec les précédents. Les sépales des Hellébores qui sont innervés par des faisceaux sépalaires provenant de faisceaux pédicellaires propres constituent une exception.

Les sépales sont innervés par un nombre variable de faisceaux sépalaires : de 1 à 3, le chiffre 3 étant le plus fréquent. D'ailleurs dans le cas de deux faisceaux sépalaires l'un d'eux se divise en deux branches principales, de même dans le cas d'un seul faisceau sépalaire, celui-ci se divise en trois branches principales, de sorte que dans ces deux cas le nombre des faisceaux sépalaires principaux se trouve ramené à 3.

Les sépales innervés par un seul faisceau sépalaire se rencontrent surtout chez les genres *Actaea* et *Isopyrum*. On trouve plus rarement des sépales innervés par un nombre plus élevé de faisceaux : jusqu'à 5, 6 et 7 (genres *Aconitum* et *Trollius*).

Les pétales qui font défaut seulement chez le genre *Caltha* sont presque toujours innervés par un seul faisceau pétalaire qui se divise en trois branches principales. La nervation des pétales est donc analogue à celle des sépales innervés par un seul faisceau sépalaire. On observe très rarement des pétales innervés par deux faisceaux pétalaires (cas de certains pétales latéraux du genre *Delphinium*). La forma-

tion des faisceaux sépalaires et pétalaires aux dépens des faisceaux caulinaires peut se faire suivant un ordre bien défini (genres *Aquilegia*, *Isopyrum*) ou le plus souvent sans ordre.

Les étamines sont toujours innervées par un seul faisceau staminal qui reste indivis.

Tous les carpelles renferment trois faisceaux carpellaires principaux : un faisceau carpellaire médian et deux faisceaux carpellaires latéraux qui fournissent les faisceaux ovulaires. La présence de ces trois faisceaux est d'ailleurs la meilleure caractéristique de la tribu des Helléborées par rapport aux autres tribus des Renonculacées. Assez souvent les deux faisceaux carpellaires latéraux proviennent de la division d'un faisceau carpellaire prélatéral. Les faisceaux latéraux peuvent se subdiviser à leur tour dans quelques cas (*Nigella diversifolia*, genre *Aconitum*).

Suivant les genres, les faisceaux carpellaires sont formés aux dépens des faisceaux de l'axe floral suivant des processus différents, mais dans tous les cas leur formation provoque la désorganisation ou extinction de cet axe. Nous en concluons que l'axe ne participe pas directement à la nervation des carpelles qui sont de nature appendiculaire comme les autres pièces florales.

Cette manière de voir est corroborée par ce fait que les carpelles peuvent être considérés chez les Helléborées comme des feuilles repliées sur elles-mêmes, l'analogie étant encore plus complète lorsqu'ils sont pourvus de pétioles carpellaires comme dans les genres *Eranthis* et *Actaea*.

Si la tribu des Helléborées est hétérogène au point de vue de la nervation des sépales, par contre elle est homogène en ce qui concerne la nervation des pétales, des étamines et des carpelles. Toutefois la nervation des carpelles du genre *Isopyrum* se rapproche jusqu'à un certain point de celle des carpelles de la tribu des Anémonées.

Chapitre II.

TRIBU DES ANÉMONÉES

Engler et Prantl (68) rangent dans cette tribu tous les genres que la plupart des auteurs répartissent en deux tribus : les Anémonées et les Renonculées. En ce qui nous concerne, d'après les résultats de nos recherches, nous croyons devoir maintenir la division en deux tribus.

Dans la tribu des Anémonées nous placerons et étudierons les genres suivants : *Adonis* L., *Anemone* L., *Clematis* L., *Thalictrum* L., *Myosurus* L.

Les genres : *Ranunculus* L., *Ceratocephalus* Moench, *Ficaria* Dill., qu'Engler et Prantl réunissent d'ailleurs dans le seul genre *Ranunculus*, formeront la tribu des Renonculées.

Genre *Adonis* L.

Espèces étudiées : *Adonis aestivalis* L., *Adonis vernalis* L., *Adonis autumnalis* L.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

La plupart des auteurs placent le genre *Adonis* dans la tribu des Anémonées, toutefois Bonnier (14) le classe dans la tribu des Renonculées. Nous nous proposons d'examiner les données de la course des faisceaux floraux à ce sujet.

Le calice de l'espèce *A. aestivalis* comprend 5 sépales, leur nombre est plus élevé chez *A. vernalis*. Les pétales sont en nombre variable. Les étamines sont assez nombreuses.

L'organisation des carpelles est totalement différente de ce que nous avons vu dans la tribu des Helléborées. Chaque carpelle en effet ne contient qu'un seul ovule anatrope fertile ; cet ovule est suspendu dans la cavité ovarienne, avec le raphé dorsal et le micropyle tourné en dedans et en haut. Au-dessus de cet ovule fertile se trouvent quatre ovules rudimentaires disposés sur deux séries verticales et qui restent toujours à l'état de mamelons cellulaires.

Course des faisceaux floraux.

Adonis aestivalis L.

Le pédicelle contient un certain nombre de faisceaux caulinaires assez inégaux : A, B, C, D, E, F, G accompagnés d'un nombre variable de faisceaux secondaires (Fig. 43, I). Les faisceaux caulinaires excepté C et F se divisent en 3 faisceaux, une partie de ces derniers se subdivise par la suite.

Les divisions des faisceaux caulinaires sont les suivantes (Fig. 43, II et III) :

$$A \begin{cases} A_1 \begin{cases} A'_1 \\ A'_1 \\ A'_1 \end{cases} \\ A_2 \\ A_3 \begin{cases} A'_3 \\ A'_3 \\ A'_3 \end{cases} \end{cases} \qquad B \begin{cases} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{cases} \qquad D \begin{cases} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \begin{cases} D'_3 \\ D'_3 \\ D'_3 \end{cases} \end{cases} \qquad E \begin{cases} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{cases}$$

$$G \begin{cases} G_1 \\ G_2 \\ G_3 \begin{cases} G'_3 \\ G'_3 \\ G'_3 \end{cases} \end{cases}$$

Les faisceaux sépalaires *s* et pétalaires *p* sont formés d'une façon assez irrégulière aux dépens des faisceaux dont nous venons de voir la formation.

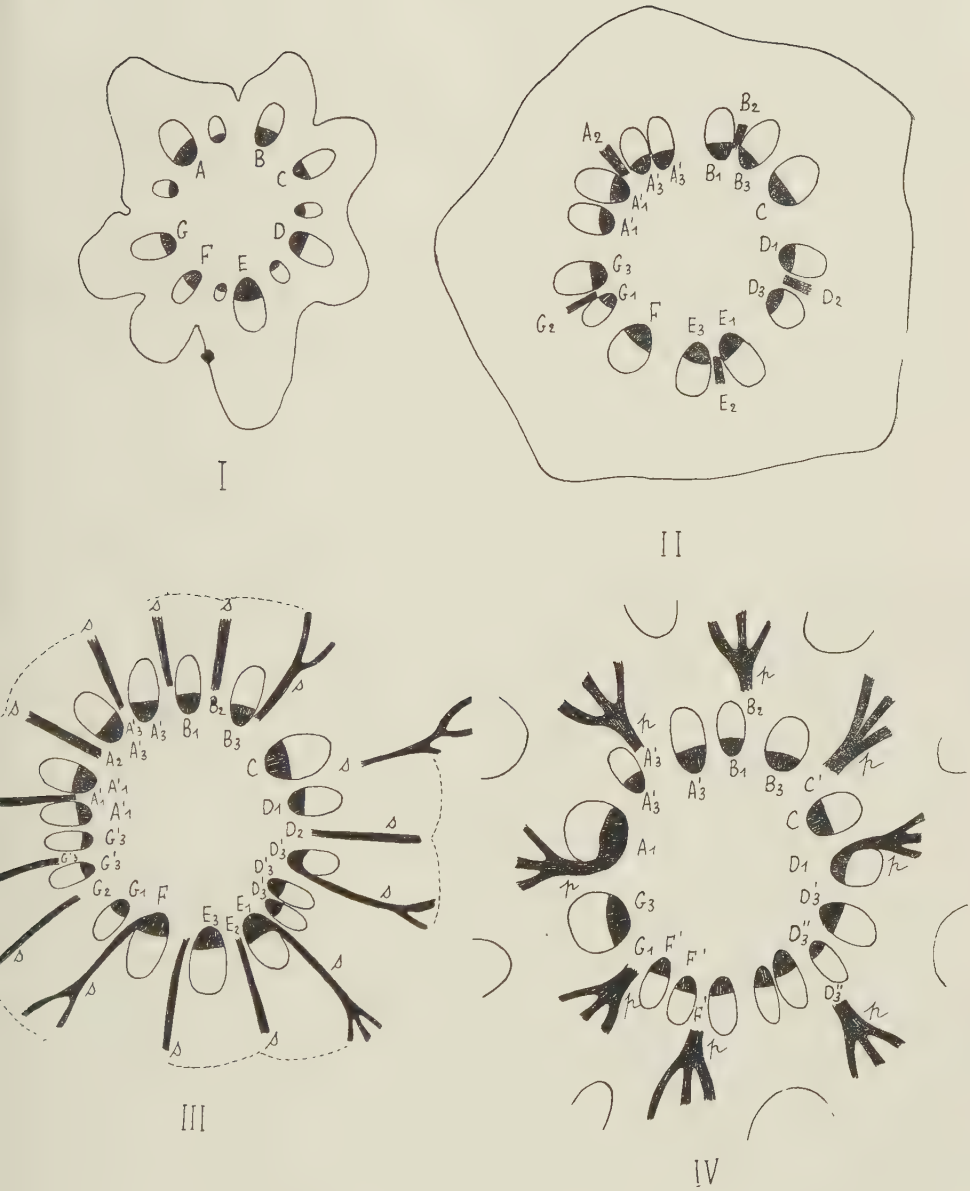


Fig. 43. — *Adonis aestivalis* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des pétales.

s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire.

Le faisceau C donne successivement un faisceau sépalaire et un faisceau pétalaire (C'), quant au faisceau F après avoir donné un faisceau sépalaire, il se subdivise en 3 faisceaux F' dont l'un constitue un faisceau pétalaire (Fig. 43, III et IV). De même que chez la plupart des Helléborées, chaque sépale est innervé par 3 faisceaux sépalaires, les accolades de la Fig. 43, III réunissent les faisceaux sépalaires se rapportant à un même sépale. Les pétales sont innervés par un seul faisceau pétalaire qui se divise en 3 branches principales. Les Fig. 43 III et IV se rapportent à un exemplaire à 5 sépales et 8 pétales.

La formation des faisceaux staminaux *e* se fait suivant les deux processus que nous avons étudiés dans la tribu précédente. De même que chez les Helléborées, chaque étamine est innervée par un seul faisceau staminal qui reste indivis (Fig. 44, I). La nervation des carpelles est particulièrement complexe ; Lonay (57) indique simplement les différents faisceaux carpellaires sans en expliquer la formation, d'autre part le genre *Adonis* n'a pas été étudié par Smith (82).

Une coupe transversale pratiquée au-dessus du niveau des dernières étamines montre tout d'abord un axe floral d'organisation normale et comprenant un certain nombre de faisceaux *Fc* qui gagnent ensuite peu à peu la périphérie pour entrer chacun dans un carpelle. Ces faisceaux *Fc* sont équivalents aux faisceaux similaires que nous avons vus dans le genre *Isopyrum*, aussi nous les désignerons également sous le nom de faisceaux carpellaires : dénomination que nous étendrons aux faisceaux analogues que nous rencontrerons chez les différents genres de la tribu des Anémonées. La désorganisation de l'axe floral est plus tardive que celle d'*Isopyrum fumarioides* (Fig. 44, II). Nous allons suivre les transformations de l'un des faisceaux *Fc* en observant les coupes transversales successives d'un carpelle faites de bas en haut (Fig. 44, de III à VI ; Fig. 45, de I à VI et une coupe longitudinale (Fig. 45, VII).

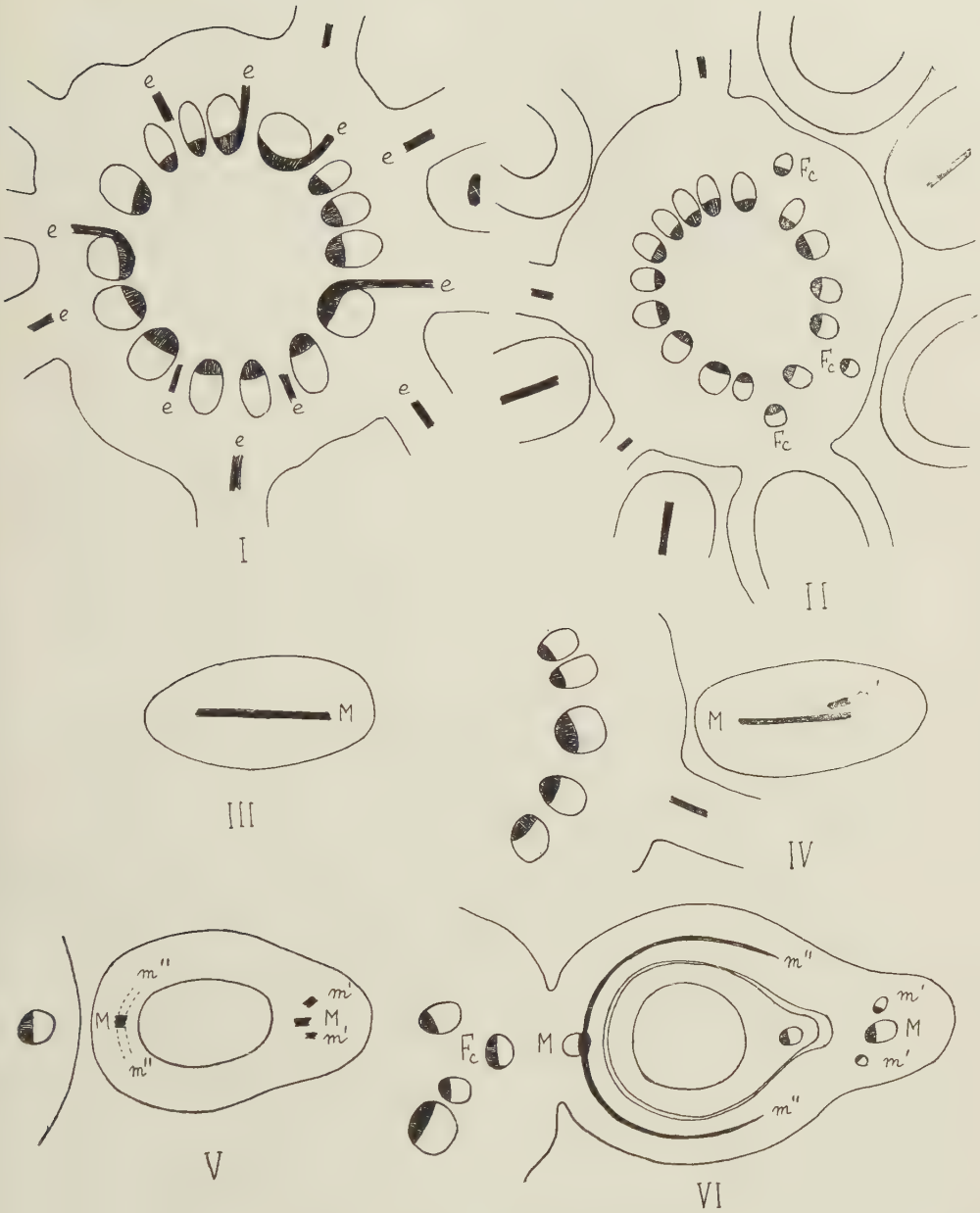


Fig. 44. — *Adonis aestivalis* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des étamines ; II, à la base des carpelles ; coupes transversales de carpelle à différents niveaux : III, IV, V, VI. *e*, faisceau staminal ; *Fc*, faisceau carpellaire.

Dès son entrée dans le carpelle le faisceau carpellaire se divise en deux faisceaux d'importance sensiblement égale *M* et *L* (Fig. 45, I et VII). Le faisceau *L* se subdivise à son tour en deux faisceaux l_1 et l_2 (Fig. 45, II et VII). Si nous comparons avec ce que nous avons vu chez *Isopyrum fumarioides* nous déduisons que le faisceau *M* est un faisceau médian, le faisceau *L*, un faisceau prélatéral et les faisceaux l_1, l_2 des faisceaux latéraux.

Pendant le même temps le faisceau *M* donne latéralement 4 petits faisceaux *m*', *m*', *m*'', *m*'' qui se redressent : les deux faisceaux *m*' apparaissent les premiers du côté dorsal du carpelle et les deux faisceaux *m*'' du côté ventral (Fig. 44, IV, V et VI). Dans le dessin de la coupe longitudinale du carpelle (Fig. 45, VII), pour ne pas compliquer la figure, nous n'avons pas représenté les faisceaux *m*'' ; les faisceaux *m*' sont seulement indiqués par deux lignes en pointillé.

En suivant la course des deux faisceaux latéraux l_1, l_2 nous voyons le parallélisme cesser avec le genre *Isopyrum*. En effet à un moment donné l'un des faisceaux latéraux l_2 émet un faisceau l'_2 qui, après avoir décrit un coude, va innerver l'ovule fertile (Fig. 45, IV et VII).

On peut considérer le faisceau l'_2 comme l'équivalent de l'un des faisceaux ovulaires donnés par les faisceaux latéraux des Helléborées. Après l'émission de l'_2, le faisceau l_2 poursuit sa course parallèlement au faisceau l_1 qui ne subit aucune transformation (Fig. 45, VII). Les ovules rudimentaires ne reçoivent aucun faisceau. Dans le style nous trouvons les faisceaux suivants : le faisceau médian *M*, les deux latéraux l_1, l_2, et les quatre faisceaux *m*', *m*', *m*'', *m*'' (Fig. 45, IV). Dans la partie supérieure du style, tous ces faisceaux se fusionnent en une seule masse libéro-ligneuse entourée de sclérenchyme (Fig. 45, V et VI).

La course des faisceaux floraux des espèces : *A. vernalis* et *A. autumnalis* est analogue à celle que nous venons de décrire. Toutefois chez *A. vernalis* où le nombre des sépales

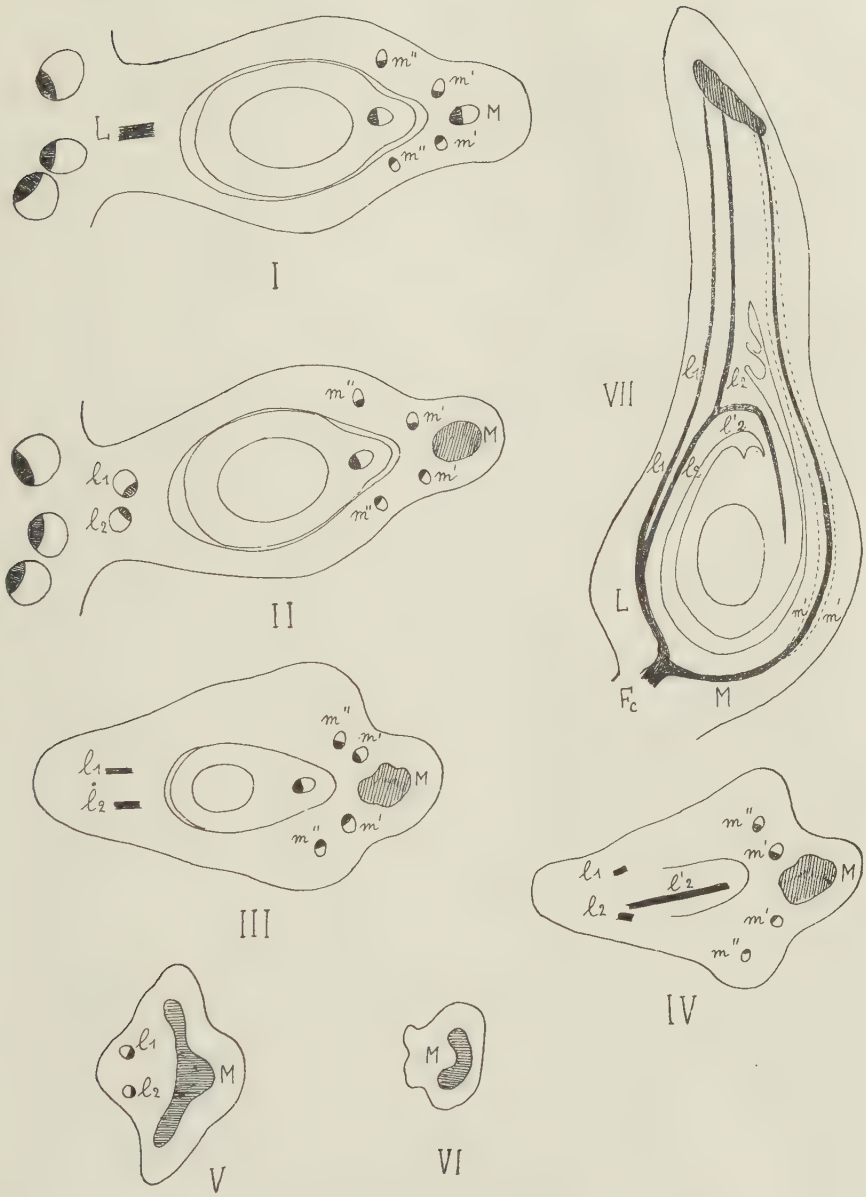


Fig. 45. — *Adonis aestivalis* L. Coupes transversales de carpelle à différents niveaux : I, II, III, IV ; coupes transversales de style : V et VI ; coupe longitudinale schématique de carpelle : VII.

Fc, faisceau carpellaire ; *M*, faisceau carpellaire médian ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; l_1, l_2, faisceaux carpellaires latéraux.

est plus élevé, le nombre des faisceaux sépalaires est ordinairement de deux par sépale.

Conclusion.

La nervation des sépales, pétales et étamines du genre *Adonis* est analogue à celle que nous avons observée dans plusieurs genres de la tribu précédente : le genre *Nigella* en particulier. A son début, la nervation des carpelles, qui reçoivent un seul faisceau venant de l'axe floral, rappelle celle du genre *Isopyrum* de la tribu des Helléborées. Mais le parallélisme de début cesse bientôt entre les deux genres ; des différences importantes apparaissent dans la disposition, la nervation et le nombre des ovules, et constituent des caractères tout à fait nouveaux qui séparent d'une façon très nette le genre *Adonis* de tous ceux de la tribu des Helléborées. En somme le genre *Adonis* forme transition entre cette dernière tribu et celle des Anémonées. A ce titre, ainsi que nous le verrons par la suite, le genre *Adonis* est très éloigné du genre *Ranunculus*, dont il diffère par la formation des faisceaux carpellaires, la présence de faisceaux carpellaires latéraux, de même que par la disposition de l'ovule fertile, et la présence des ovules rudimentaires.

Genre *Anemone* L.

Espèces étudiées : *Anemone nemorosa* L., *Anemone Hepatica* L., *Anemone vitifolia* Buch et Ham., *Anemone sylvestris* L., *Anemone Pulsatilla* L., *Anemone dichotoma* L., *Anemone rivularis* Buch. et Ham., *Anemone japonica* Sieb. et Zucc.

Origine : Excepté *Anemone nemorosa* que nous avons récoltée dans le bois de Vincennes, toutes ces espèces proviennent du Jardin botanique du Muséum.

Chez les Anémones le calice pétaloïde se compose d'un

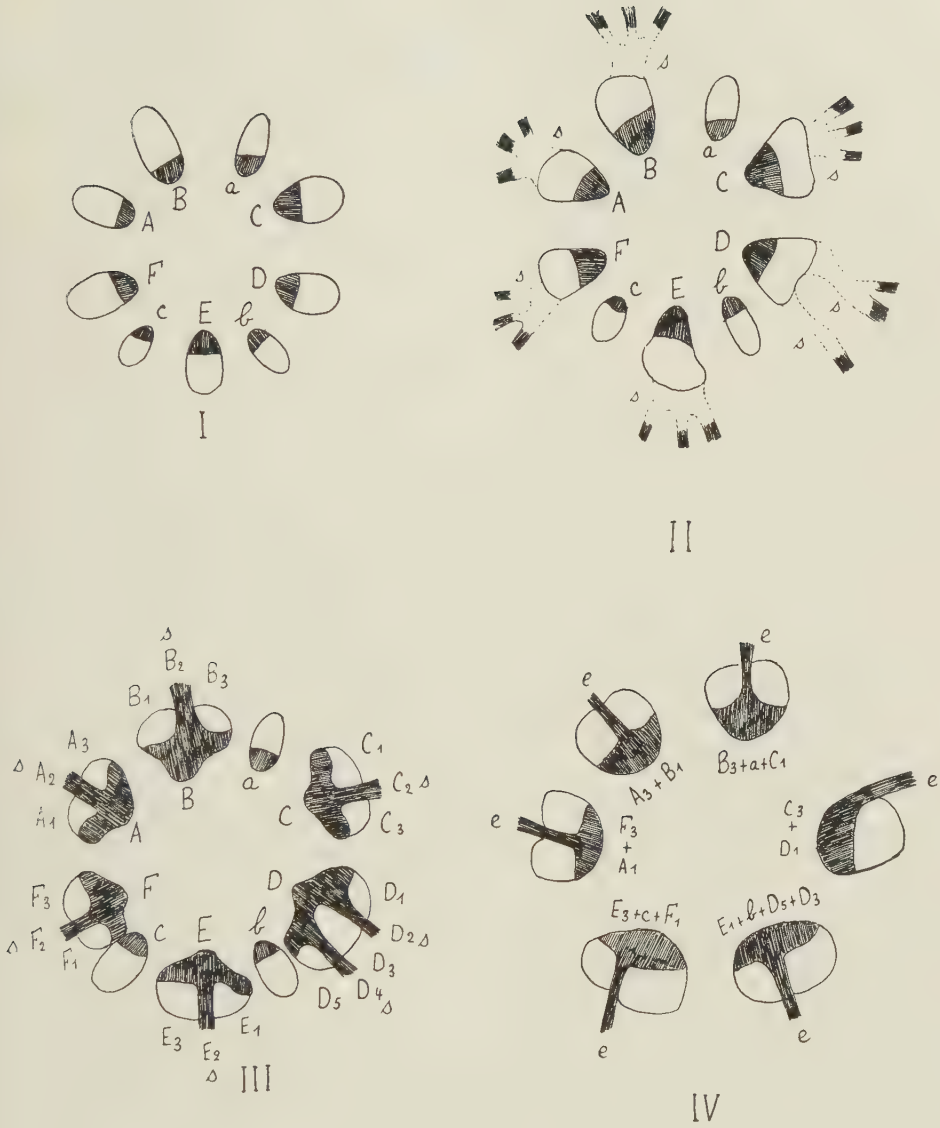


Fig. 46. — *Anemone nemorosa* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, un peu au-dessous du niveau des sépales ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des premières étamines. *s*, faisceau sépalaire ; *e*, faisceau staminal.

nombre variable de sépales : 6 chez *A. nemorosa*, le plus souvent 8 chez *A. Hepatica*, 5 chez les autres espèces que nous venons de citer. Les pétales font défaut. Les étamines sont assez nombreuses ainsi que les carpelles qui renferment un ovule fertile et des ovules rudimentaires analogues à ceux du genre *Adonis*.

Courses des faisceaux floraux.

Anemone nemorosa L.

Le pédicelle contient 6 faisceaux caulinaires : A, B, C, D, E, F accompagnés de quelques faisceaux secondaires : *a*, *b*, *c* (Fig. 46, I et Pl. IV, Fig. 3). En examinant la suite des coupes nous voyons les faisceaux sépalaires apparaître tout d'abord vers la périphérie de l'axe floral puis se raccorder ensuite avec les faisceaux caulinaires dont ils dérivent ; ce sont donc des faisceaux récurrents (Fig. 46, II et III). Les faisceaux caulinaires A, B, C, E, F se divisent chacun en 3 faisceaux : un faisceau central et deux faisceaux latéraux ; les faisceaux résultant de la division du faisceau D sont au nombre de 5. Toutes ces divisions sont indiquées dans le tableau suivant (Fig. 46, III) :

$$A \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{matrix} \right. \quad B \left\{ \begin{matrix} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{matrix} \right. \quad C \left\{ \begin{matrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{matrix} \right. \quad D \left\{ \begin{matrix} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \\ D_4 \\ D_5 \end{matrix} \right. \quad E \left\{ \begin{matrix} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{matrix} \right. \quad F \left\{ \begin{matrix} F_1 \\ F_2 \\ F_3 \end{matrix} \right.$$

Sur les 6 sépales, 5 sont innervés par un faisceau sépalaire *s* qui se divise en 3 branches principales. Les faisceaux sépalaires correspondant à ces sépales ne sont autre chose que les faisceaux centraux : A_2, B_2, C_2, E_2, F_2 dont nous venons de voir la formation. Quant au sépale correspondant au faisceau D, il est innervé par deux faisceaux sépalaires *s* constitués par les faisceaux D_2 et D_4 dont l'un, le faisceau D_2, se divise en deux branches principales, ce qui

Fig. 47. — *Anemone nemorosa* L. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des étamines ; II, à la base des carpelles.

e, faisceau staminal ; *Fc*, faisceau carpellaire.

nous ramène en quelque sorte au cas d'un seul faisceau sépalaire à 3 branches (Fig. 46, II et III) (Pl. IV, Fig. 4). Il y a lieu de remarquer que les faisceaux sépalaires à peine formés se divisent presque aussitôt en branches principales. Les 6 sépales étant disposés en alternance sur deux verticilles, les Fig. 46, II et III représentent tous les faisceaux sépalaires projetés sur un plan.

Les faisceaux latéraux provenant des divisions des faisceaux caulinaires se fusionnent de la façon suivante (Fig. 46, IV). A_3+B_1, B_3+a+C_1, C_3+D_1, $D_3+D_5+b+E_1$, F_1+c+E_3, A_1+F_3. Ces fusions de faisceaux, auxquelles prennent part les faisceaux secondaires *a*, *b*, *c*, sont analogues à celles que nous avons observées dans les genres *Aquilegia* et *Isopyrum*. Mais elles sont beaucoup moins nettes et souvent incomplètes, de sorte que les faisceaux qui en résultent ont une existence très fugace. Les faisceaux staminaux *e*, qui restent toujours indivis, sont formés suivant les deux processus habituels (Fig. 46, IV, Fig. 47, I et Pl. IV, Fig. 5).

Au-dessus du niveau des dernières étamines les faisceaux *Fc* de l'axe floral en assez grand nombre ne tardent pas à s'individualiser, le liber entourant complètement le bois. Les uns conservent sensiblement leur position initiale, les autres émigrent soit dans la moelle, soit dans l'écorce. Dans ces conditions l'axe floral est complètement désorganisé, nous le considérons comme éteint (Fig. 47, II et Fig. 48, I).

Cette désorganisation ou extinction de l'axe floral est exactement semblable à celle que nous avons observée dans le genre *Isopyrum* de la tribu des Helléborées. Chacun des faisceaux *Fc* ou faisceaux carpellaires pénètre ensuite dans un carpelle où il se divise en deux faisceaux : un faisceau *M* et un faisceau *L* que nous appellerons respectivement faisceau médian et faisceau prélatéral par analogie avec les faisceaux similaires des genres *Isopyrum* et *Adonis* (Fig. 48, III et IV).

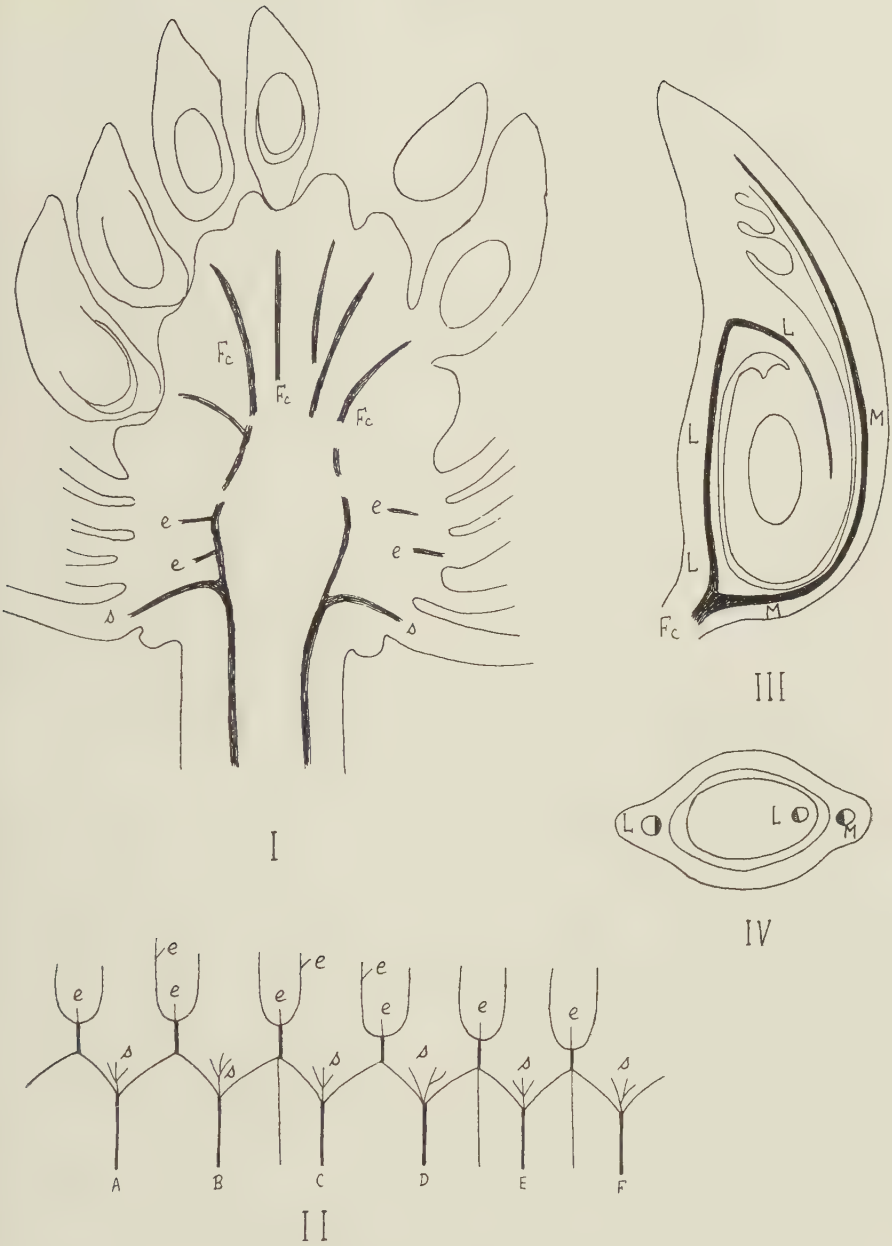


Fig. 48. — *Anemone nemorosa* L. Coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral: I ; coupe longitudinale de carpelle : III ; coupe transversale de carpelle : IV ; course longitudinale des faisceaux floraux : II.

Fc, faisceau carpellaire ; *L* faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Mais contrairement à ce qui se passe chez les Helléborées et les genres que nous venons de citer, le faisceau prélatéral *I* reste indivis ; il poursuit tout d'abord sa course parallèlement au faisceau médian *M* puis à un moment donné décrit un coude brusque et rebrousse chemin pour innerver l'ovule unique fertile (Fig. 48, III et IV). Comme dans le genre *Adonis* les ovules rudimentaires ne reçoivent aucun faisceau. La nervation de l'ovule par le faisceau prélatéral constitue un caractère tout à fait nouveau. Le faisceau médian continue seul sa course dans le style (Fig. 48, III).

La Fig. 48, II représente schématiquement en coupe longitudinale la formation des faisceaux sépalaires et des premiers faisceaux staminaux aux dépens des faisceaux caulinaires.

Anemone Hepatica L.

La fleur de cette espèce possède un involucre composé de 3 folioles et très rapproché du calice. La nature de cet involucre ayant prêté à controverse nous en étudierons la nervation avec quelques détails.

Une coupe transversale pratiquée dans le pédicelle en dessous de l'involucre présente 3 gros faisceaux A, B, C alternant avec 3 faisceaux de moindre importance *a*, *b*, *c* (Fig. 49, I). Les faisceaux A, B, C commencent par se diviser en 3 faisceaux (Fig. 49, II) :

$$A \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{matrix} \right. \qquad B \left\{ \begin{matrix} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{matrix} \right. \qquad C \left\{ \begin{matrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{matrix} \right.$$

Ensuite les faisceaux A_1, A_3, B_3, C_2, *a*, se subdivisent à leur tour en 2 faisceaux (Fig. 49, III) :

$$A_1 \left\{ \begin{matrix} A'_1 \\ A''_1 \end{matrix} \right. \qquad A_3 \begin{matrix} A'_3 \\ A''_3 \end{matrix} \qquad B_3 \left\{ \begin{matrix} B'_3 \\ B''_3 \end{matrix} \right. \qquad C_2 \left\{ \begin{matrix} C'_2 \\ C''_2 \end{matrix} \right. \qquad a \left\{ \begin{matrix} a' \\ a'' \end{matrix} \right.$$

La Fig. 49, IV représente la formation des faisceaux *i* qui se rendent dans l'involucre. Le faisceau A_2 se divise en

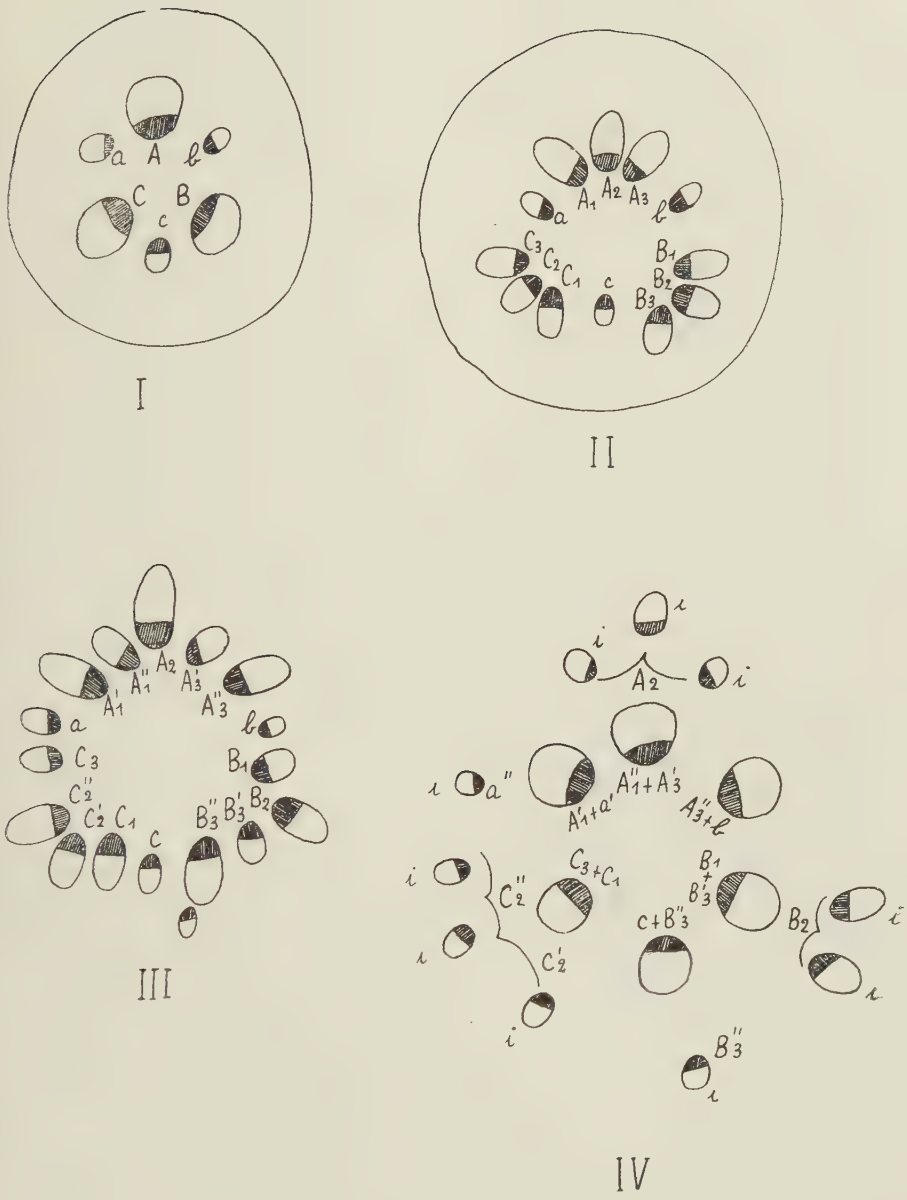


Fig. 49. — *Anemone Hepatica* L. Coupes transversales de la fleur :
I, II, III, pédicelle ; IV au niveau de l'involucre.
i, faisceau de l'involucre.

3 faisceaux *i* qui vont innerver une foliole de l'involucre. Le faisceau B_2 ne donne que 2 faisceaux *i*, la foliole correspondante est innervée par un 3e faisceau *i* qui est constitué par un fragment de B''_3. La 3e foliole est innervée par 4 faisceaux *i* : 2 sont donnés par C''_2, les 2 autres sont constitués par les faisceaux C'_2 et *a''*.

Pendant ce temps nous observons les fusions de faisceaux suivantes (Fig. 49, IV) A'_1+a', $A''_1+A'_3$, A''_3+b, $B_1+B'_3$, B''_3+c, C_1+C_3, ce qui nous donne 6 faisceaux. Or ces derniers faisceaux donnent ensuite naissance aux faisceaux des différentes pièces florales d'une façon absolument identique à ce que nous avons vu chez *A. nemorosa.* Nous en déduisons que l'on peut considérer les faisceaux en question comme les équivalents des faisceaux caulinaires d'*A. nemorosa.*

La Fig. 50, IV montre la formation des faisceaux sépalaires *s* aux dépens des faisceaux caulinaires chez un exemplaire d'*A. Hepatica* à 8 sépales. Tous ces sépales sont innervés par un seul faisceau sépalaire *s* qui se divise en trois branches principales. Sur les 8 faisceaux sépalaires *s*, 6 sont formés comme chez *A. nemorosa* par les parties centrales des 6 faisceaux caulinaires, les 2 autres sont formés aux dépens des parties latérales de faisceaux caulinaires adjacents.

Les 8 sépales d'*A. Hepatica* sont donc innervés par des faisceaux sépalaires distincts, c'est pourquoi, contrairement à l'opinion de Baillon (2) nous ne pensons pas qu'il soit nécessaire de considérer des sépales dédoublés dans le calice de cette espèce. Le mode de nervation des folioles de l'involucre est très différent de celui des sépales qui est tout à fait semblable à celui des sépales d'*A. nemorosa.* Pour cette raison il ne nous semble pas possible d'attribuer la valeur d'un calice à l'involucre d'*A. Hepatica*, ainsi que le pensait Payer (66). En somme la course des faisceaux floraux d'*A. Hepatica* à partir des faisceaux caulinaires est identique à celle d'*A. nemorosa* ; la seule particularité provient

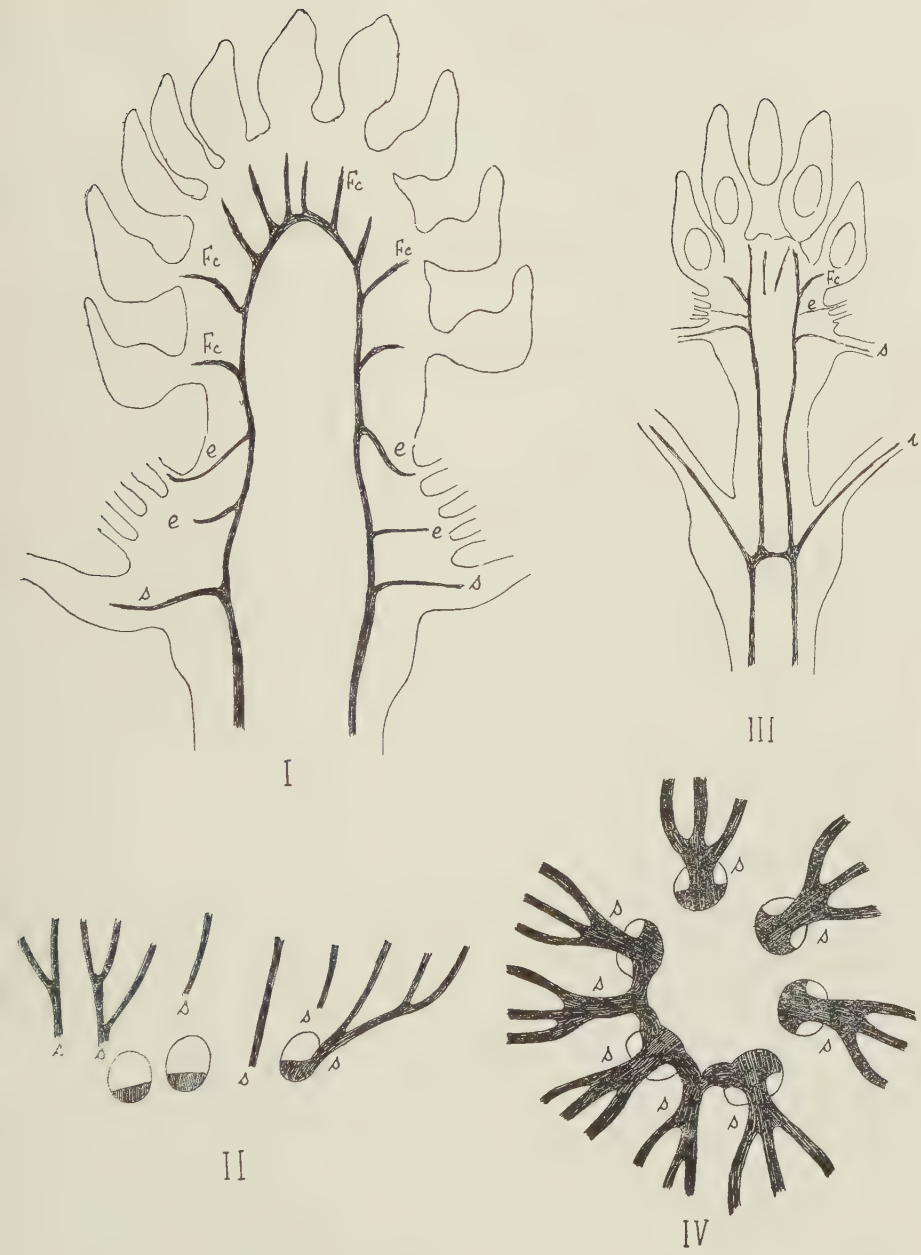


Fig. 50. — *Anemone Hepatica* L. Coupe transversale de la fleur au niveau des sépales : IV ; coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral : III. — *Anemone vitifolia* Buch et Ham. Coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral : I. Nervation d'un sépale : II.

s, faisceau sépalaire.

d'un nombre variable de sépales supplémentaires. Cette étude de l'anatomie florale d'*A. Hepatica* ne milite donc pas en faveur de la constitution de cette espèce en un genre à part, ainsi que l'ont fait plusieurs auteurs sous la dénomination : *Hepatica tribola.*

La Fig. 50, III, coupe longitudinale de la fleur d'*A. Hepatica*, montre la place de l'involucre par rapport aux autres pièces florales.

Remarque. — Smith (82), étudiant la même espèce, observe que les sépales reçoivent 3 faisceaux provenant d'un point commun de la couronne des faisceaux de l'axe floral. Selon cet auteur il y a tendance à la fusion des 3 faisceaux sépalaires pour n'en former qu'un seul. Quoi qu'il en soit, le faisceau sépalaire, à son point de départ du faisceau caulinaire correspondant, est incontestablement simple, bien qu'il y reste très peu de temps, la division en trois branches étant particulièrement précoce.

Anemone vitifolia Buch. et Ham.

Le pédicelle renferme un certain nombre de faisceaux parmi lesquels se remarquent 5 faisceaux caulinaires, dont le nombre est en rapport avec celui des sépales qui est également de 5. Chaque sépale est innervé par un nombre assez élevé de faisceaux sépalaires *s* (Fig. 50, II). La formation des faisceaux staminaux ne présente rien de particulier; à noter cependant que les derniers faisceaux staminaux sont des faisceaux récurrents (Fig. 50, I).

L'axe floral conserve son organisation beaucoup plus longtemps que chez les deux espèces précédentes. En effet les faisceaux carpellaires *Fc* sont fournis comme ceux des autres pièces florales par les faisceaux de l'axe floral qui continuent leur course. Ce n'est que lors de la formation des tous derniers faisceaux carpellaires que l'axe floral s'éteint (Fig. 50, I).

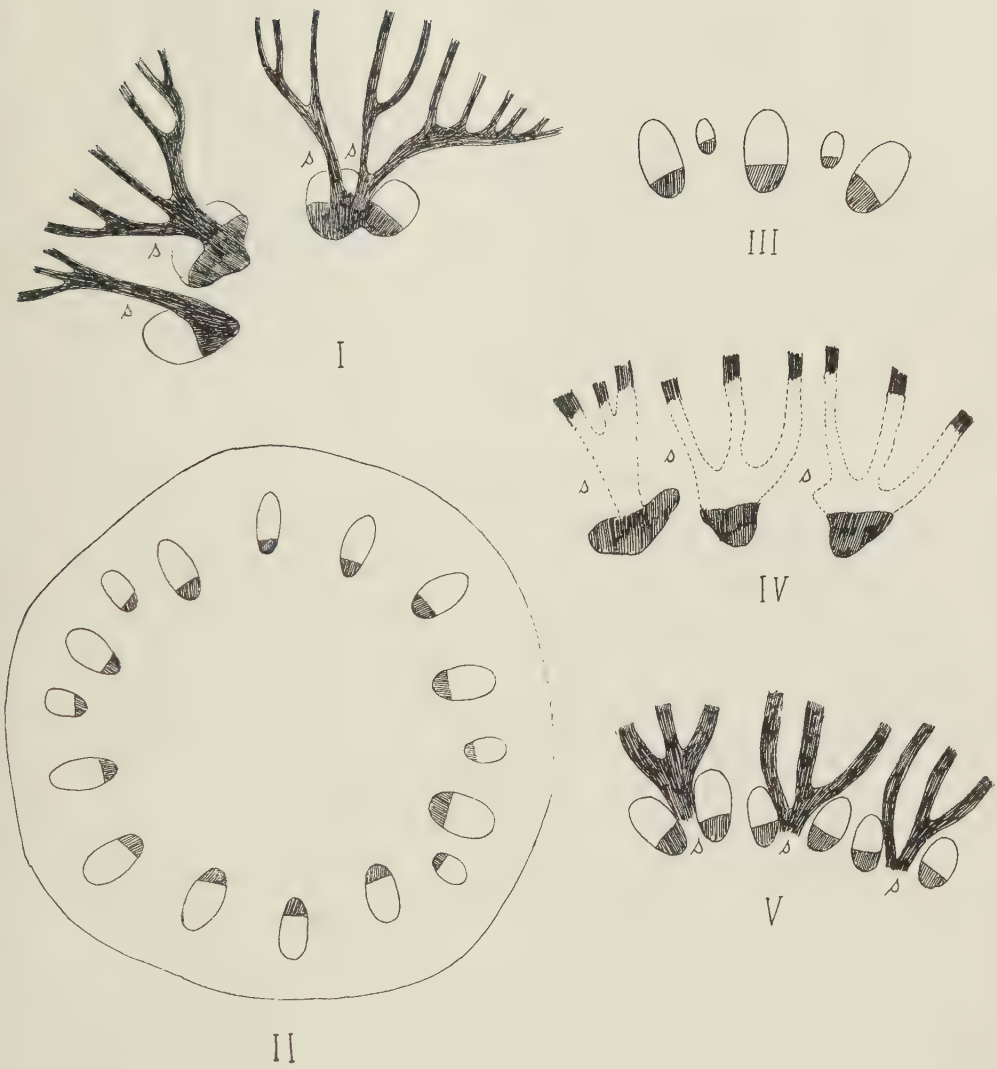


Fig. 51. — *Anemone sylvestris* L. Nervation de deux sépales : I. — *Anemone Pulsatilla* L. Coupe transversale de pédicelle : II. Nervation d'un sépale : III, IV, V.

s, faisceau sépalaire.

La formation des faisceaux carpellaires se fait suivant un processus analogue au deuxième processus de formation des faisceaux staminaux.

La persistance de l'axe floral est en rapport avec le développement du réceptacle floral lui-même en rapport avec le nombre des carpelles. Etant donné ce même nombre des carpelles, les faisceaux de l'axe floral se divisent abondamment de façon à pourvoir à leur nervation.

Peu après leur entrée dans les carpelles, les faisceaux carpellaires se divisent en deux faisceaux : médian et prélatéral, comme chez les espèces précédentes.

Anemone sylvestris L.

La course des faisceaux floraux de cette espèce est très voisine de celle de l'espèce précédente. La seule différence concerne les faisceaux sépalaires ; en effet bien que le nombre des faisceaux caulinaires soit le même que chez *A. vitifolia*, le nombre des faisceaux sépalaires qui innervent chaque sépale est beaucoup plus réduit : le plus souvent deux. La Fig. 51, I représente la nervation de deux sépales adjacents innervés respectivement par deux faisceaux sépalaires *s* qui d'ailleurs se ramifient abondamment.

Anemone Pulsatilla L.

Le pédicelle renferme un nombre particulièrement élevé de faisceaux caulinaires et secondaires (Fig. 51, II). Comme chez *A. nemorosa* le nombre des sépales est de 6, chacun de ces 6 sépales est innervé par 3 faisceaux sépalaires *s*, formés aux dépens des parties centrales de 3 faisceaux caulinaires et qui se divisent très tôt en 3 branches principales. Les Fig. 51, III, IV et V représentent la nervation de l'un des sépales.

La formation des faisceaux staminaux et carpellaires s'opère comme chez les espèces *A. vitifolia* et *A. sylvestris*.

Anemone dichotoma L.

Les faisceaux pédicellaires sont très groupés, on distingue 5 faisceaux caulinaires accompagnés de quelques faisceaux secondaires (Fig. 52, I). La nervation des sépales est un peu particulière : chacun des 5 sépales est en effet innervé par 4 faisceaux sépalaires *s* qui, le plus souvent, proviennent d'un seul faisceau caulinaire. La Fig. 52, II représente la nervation de deux sépales.

La formation des faisceaux staminaux de même que celle des faisceaux carpellaires sont analogues à celles que nous avons vues dans l'espèce *A. vitifolia.*

Comme chez les autres espèces d'Anémones le faisceau *Fc* qui pénètre dans le carpelle se divise en deux faisceaux : médian *M* et prélatéral *L* (Fig. 52, III et IV). Par contre le faisceau prélatéral *L* émet latéralement deux petits faisceaux $l\alpha$ au moment où il décrit un coude brusque pour aller innerver l'ovule fertile (Fig. 52, III et V). Ces deux faisceaux ne tardent pas à se redresser, ils continuent leur course parallèlement au faisceau médian pendant un certain temps puis s'éteignent de sorte que le style à sa partie supérieure ne renferme qu'un seul faisceau qui est le faisceau médian (Fig. 52, VI et VII). Nous n'avons trouvé aucun équivalent de ces faisceaux $l\alpha$ chez les espèces précédentes. Cette particularité anatomique n'a été, à notre connaissance, signalée par aucun auteur.

Quant à la valeur des faisceaux $l\alpha$, nous pensons qu'il est possible de les considérer comme des faisceaux latéraux rudimentaires ; on serait donc ici en présence d'un stade intermédiaire fugace entre le genre *Adonis* et les espèces du genre *Anemone* chez lesquels lesdits faisceaux font défaut.

Anemone rivularis Buch. et Ham.

La course des faisceaux floraux de cette espèce est exactement semblable à celle d'*Anemone dichotoma.*

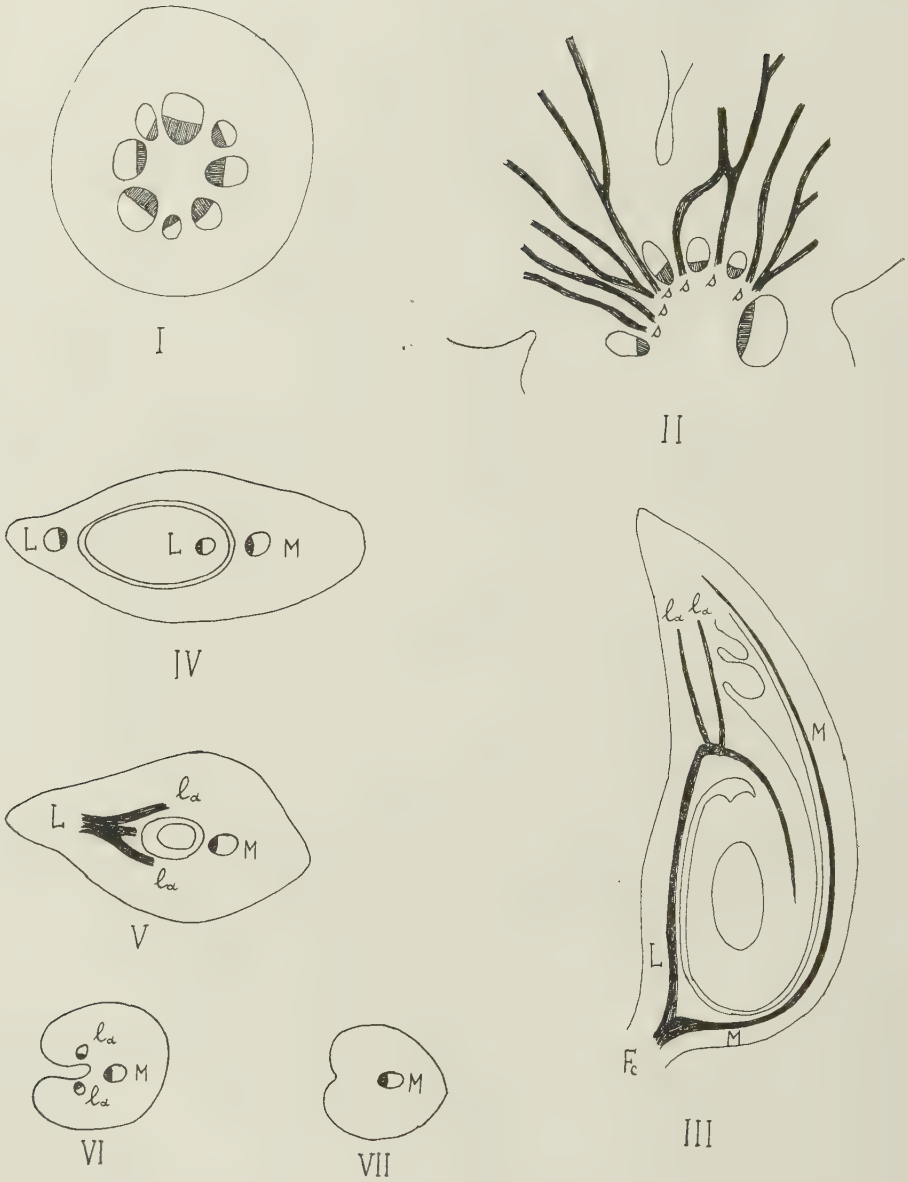


Fig. 52. — *Anemone dichotoma* L. Coupe transversale de pédicelle : Nervation de deux sépales : II. Coupes transversales de carpelle à différents niveaux : IV, V, VI, VII ; coupe longitudinale de carpelle : III.

s, faisceau sépalaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Anemone japonica Sieb. et Zucc.

Cette espèce diffère totalement de celles que nous avons vues jusqu'à présent par l'organisation de son pédicelle et la nervation de ses sépales.

Le pédicelle renferme un nombre considérable de faisceaux qui sont disposés sur plusieurs cercles concentriques (Fig. 53, I). C'est le nombre le plus élevé de faisceaux pédicellaires que nous ayons rencontré au cours de nos recherches sur les Renonculacées. Parmi tous ces faisceaux on en distingue facilement 5 plus importants que les autres A, B, C, D, E et disposés sur le cercle le plus interne. Mais ces derniers faisceaux ne peuvent être tous assimilés à des faisceaux caulinaires tels que nous les avons définis, car un plus ou moins grand nombre de faisceaux sépalaires peuvent être fournis par les faisceaux pédicellaires moins importats.

Les sépales sont au nombre de 5, chacun d'eux est innervé par un grand nombre de faisceaux sépalaires. Nous étudierons en détail la nervation d'un sépale.

Soient les faisceaux A, B, C, a, b, c, d, e, f, g, h (Fig. 53, II). Sur la droite de la figure nous apercevons vers la périphérie les 10 faisceaux s_1, s_2, s_3, s_4, s_5, s_6, s_7, s_8, s_9, s_{10} qui se rapportent à un seul sépale, en examinant la suite des coupes nous les voyons se raccorder peu à peu avec les faisceaux pédicellaires dont ils dérivent : ce sont des faisceaux récurrents.

Tout d'abord le faisceau d se divise en deux faisceaux d_1 et d_2, nous voyons ensuite les faisceaux a, b, d_1 former un ensemble assez complexe qui donne naissance aux faisceaux sépalaires s_1, s_2, s_3, s_4, s_5 (Fig. 53, III et IV).

Le faisceau a' est donné par a, e se divise en donnant e_1 et e_2, nous avons ensuite les fusions $b+d_1$ et d_2+e_1. On peut remarquer le changement d'orientation des faisceaux a, bd_1, d_2e_1, f (Fig. 54, I).

Fig. 53. — *Anemone japonica* Sieb. et Zucc. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, III, IV, au niveau des sépales.
s, faisceau sépalaire.

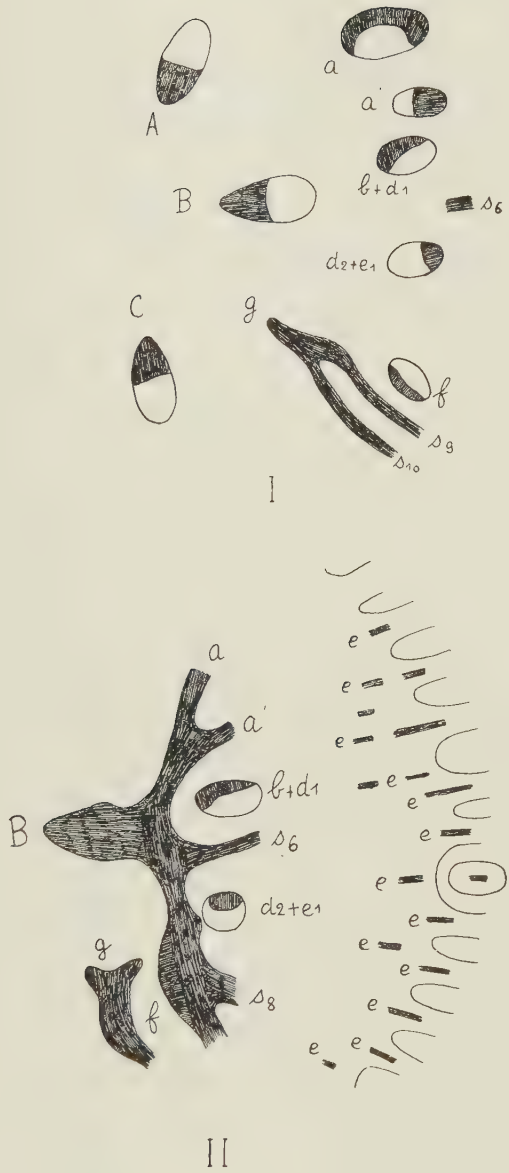


Fig. 54. — *Anemone japonica* Sieb. et Zucc. Fragments de coupes transversales de la fleur : I, au niveau des sépales ; II, au niveau des étamines.
e, faisceau staminal.

Le faisceau e_2 constitue à lui seul le faisceau s_7, h concourt à la formation de s_{10}, g donne deux branches qui gagnent la périphérie, l'une forme s_{10} avec h, l'autre constitue s_9 (Fig. 53, IV et Fig. 54, I).

Quant aux deux faisceaux s_6 et s_8 dont nous n'avons pas encore vu l'origine, ils sont donnés directement par le faisceau B, qui, entre temps, s'est accru considérablement (Fig. 54, II).

En somme, sauf s_6 et s_8 presque tous les faisceaux sépalaires ont été donnés par les faisceaux d'importance secondaire : a, b, c, d, e, f, g, h. Le faisceau B se désagrège en donnant un certain nombre de masses libéro-ligneuses qui, à leur tour, se divisent pour former les faisceaux staminaux e (Fig. 55, I). Auparavant les faisceaux a, a', bd_1, d_2e_1, g, f s'étaient fusionnés avec B (Fig. 54, II).

Le faisceau B donne surtout les faisceaux staminaux et carpellaires et par contre une très petite partie des faisceaux sépalaires, mais il n'en est pas toujours de même des autres faisceaux similaires A, C, D, E. Le faisceau C, par exemple, donne tous les faisceaux sépalaires s d'un même sépale (Fig. 55, II et Pl. V, Fig. 2) ce qui ne l'empêche pas par la suite de fournir les faisceaux staminaux et carpellaires, le faisceau C répond donc bien à la définition du faisceau caulinaire.

Dans ce dernier cas les faisceaux pédicellaires périphériques jouent un rôle beaucoup moins important que dans le cas précédent, ils se fusionnent soit avec le faisceau C, soit avec les faisceaux sépalaires émis par C à la formation desquels ils concourent ainsi partiellement.

Le faisceau E se comporte comme le faisceau C, les faisceaux D et A comme B.

La nervation des carpelles ne présente aucun caractère particulier.

Fig. 55. — *Anemone japonica* Sieb. et Zucc. Fragments de coupes transversales de la fleur : I, au niveau des étamines ; II, au niveau des sépales.
s, faisceau sépalaire ; *e*, faisceau staminal.

Conclusion.

Au point de vue du nombre des faisceaux sépalaires et de l'organisation de l'axe floral à la base des carpelles, nous diviserons les espèces du genre *Anemone* que nous avons étudiées en deux groupes.

1er groupe. — *Anemone nemorosa. Anemone Hepatica.*

Chez ces deux espèces les sépales sont presque toujours innervés par un seul faisceau sépalaire qui se divise en trois branches principales. A la base des carpelles l'axe floral se désorganise d'une façon précoce et particulière, analogue à celle que nous avons observée dans le genre *Isopyrum* de la tribu des Helléborées.

2e groupe. — *Anemone vitifolia, Anemone sylvestris, Anemone Pulsatilla, Anemone dichotoma, Anemone rivularis, Anemone japonica.*

Chez toutes ces espèces les sépales sont innervés par un nombre élevé de faisceaux sépalaires, d'ailleurs assez variable. De plus l'axe floral garde son organisation normale beaucoup plus longtemps que dans le groupe précédent.

La formation des faisceaux staminaux est la même que dans le genre précédent.

La nervation des carpelles est plus simple que celle du genre *Adonis* : en effet, elle comprend seulement un faisceau médian et un faisceau prélatéral. Le faisceau prélatéral ne se subdivise pas pour donner les faisceaux latéraux, sauf peut-être chez les deux espèces *A. dichotoma* et *A. rivularis* où il est possible de regarder comme tels les faisceaux $l\alpha$, d'ailleurs sous toute réserve.

Les différences entre les nervations des carpelles des deux genres jointes à l'absence de pétales chez les Anémones, font qu'en accord avec Lonay (57) nous ne pouvons admettre l'opinion de Baillon (2) qui confond les genres *Adonis* et *Anemone* en un seul : le genre *Anemone*. D'ailleurs cette confusion des deux genres n'est pas admise dans les classi-

fications de : De Candolle (22), Bentham et Hooker (6), Engler et Prantl (70) et Bonnier (14).

Genre *Clematis* L.

Espèces étudiées : *Clematis Vitalba* L., *Clematis cirrhosa* L., *Clematis recta* L., *Clematis campaniflora* Brot., *Clematis Viticella* L., *Clematis Scottii* Port., *Clematis Veitchiana* Craib., *Clematis integrifolia* L., *Clematis orientalis* L., *Clematis heracleaefolia* D. C., *Clematis angustifolia* Jacq., *Clematis ochroleuca* Ait., *Clematis songorica* Bunge.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

Le calice est presque toujours formé de 4 sépales, les pétales font défaut comme chez les Anémones. Les étamines sont nombreuses. Il en est de même des carpelles, ces derniers comportent un ovaire uniloculaire qui renferme comme chez les genres *Adonis* et *Anemone* un ovule anatrope descendant avec micropyle tourné en haut et en dedans. Au-dessus de cet ovule fertile se trouvent des ovules rudimentaires disposés sur deux séries verticales. Ces ovules rudimentaires sont au nombre de 4 chez *C. Vitalba*, c'est d'ailleurs le nombre qu'indique Lonay (57), suivant Baillon (2) il varie de 2 à 6 ; nous en avons trouvé 6 dans l'espèce *C. heracleaefolia*.

Courses des faisceaux floraux.

Clematis Vitalba.

Le pédicelle renferme 6 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E, F accompagnés de faisceaux secondaires en petit nombre (Fig. 56, I et Pl. V, Fig. 3). Les faisceaux caulinaires se divisent en 2 ou 3 faisceaux d'après le tableau suivant (Fig. 56, II et III) :

$$A \begin{cases} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{cases} \quad B \begin{cases} B_1 \\ \\ B_2 \end{cases} \quad C \begin{cases} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{cases} \quad D \begin{cases} D_1 \\ \\ D_2 \end{cases} \quad E \begin{cases} E_1 \\ \\ E_2 \end{cases} \quad F \begin{cases} F_1 \\ \\ F_2 \end{cases}$$

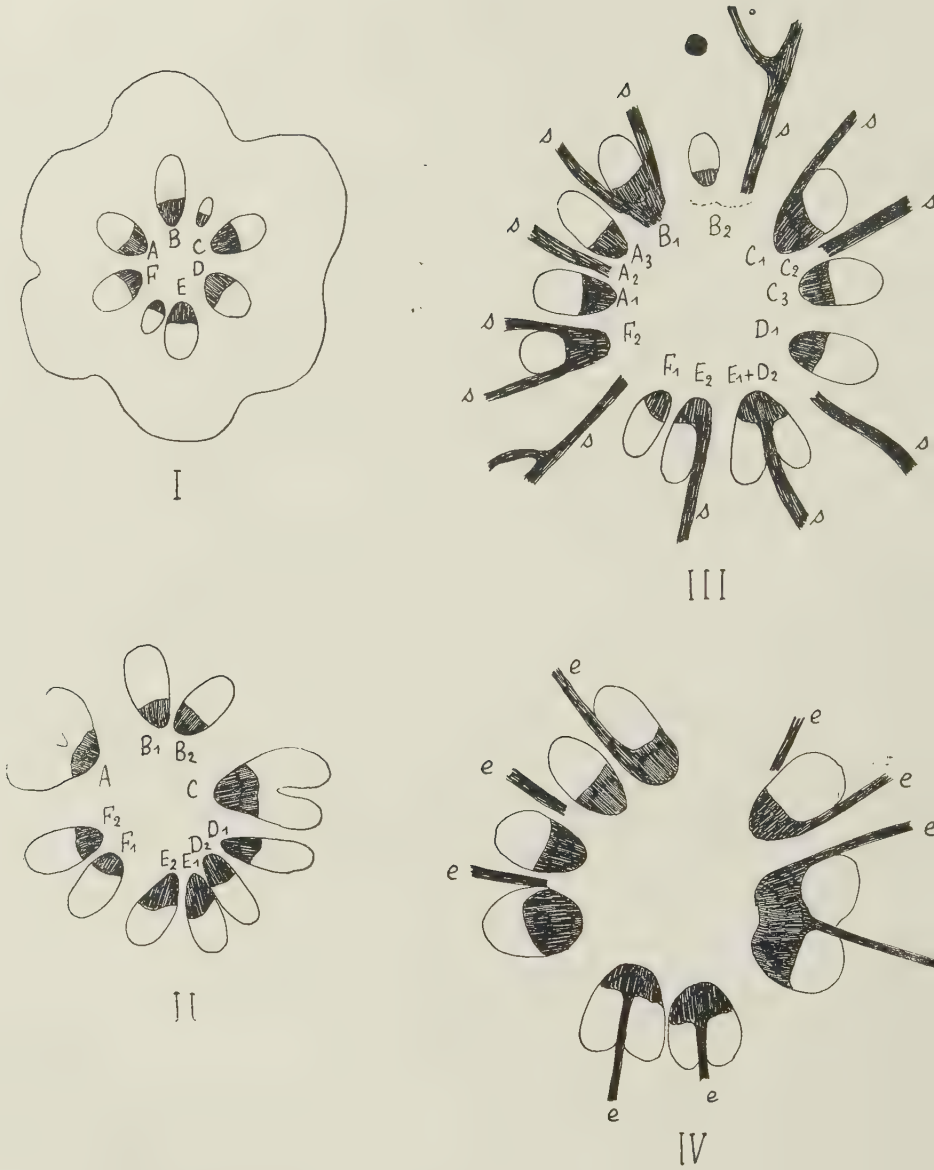


Fig. 56. — *Clematis Vitalba* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, au niveau des étamines.

s, faisceau sépalaire ; *e*, faisceau staminal.

Fig. 57. — *Clematis Vitalba* L. Coupe transversale de la fleur à la base des carpelles : I ; coupe longitudinale de carpelle : II.

Fc, faisceau carpellaire ; *L* faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Chacun des 4 sépales est habituellement innervé par 3 faisceaux sépalaires *s* donnés par les faisceaux dont nous venons de voir la formation ainsi que l'indique la Fig. 53, III, voir également à ce sujet les Fig. 4 et 5 de la Pl. V. Les faisceaux qui résultent des divisions des faisceaux caulinaires ne tardent pas à présenter entre eux quelques fusions. Les faisceaux ainsi formés, de même que ceux qui n'ont participé à aucune fusion donnent des faisceaux staminaux *e* suivant les deux processus habituels, comme dans le genre *Anemone* (Fig. 56, IV).

La fusion des faisceaux E_1 et D_2 est particulièrement rapide puisque le faisceau qui en résulte donne un faisceau sépalaire aux dépens de sa partie centrale.

Au-dessus du niveau des dernières étamines, les faisceaux *Fc*, l'axe floral, s'écartent les uns des autres et s'individualisent provoquant une extinction de l'axe tout à fait semblable à celle que nous avons observée chez *Anemone nemorosa* (Fig. 57, I, Fig. 58 et Fig. 59).

Chacun des faisceaux *Fc* se rend dans un carpelle et s'y divise en deux faisceaux : un faisceau médian *M* et un faisceau prélatéral *L*. Le faisceau médian innerve le style et le faisceau prélatéral l'ovule fertile exactement comme dans le genre *Anemone* (Fig. 57, II, à comparer avec la Fig. 48, III) et Pl. VI, Fig. 2 et 3.

Les ovules rudimentaires ne recevant aucun faisceau restent toujours à l'état de mamelons cellulaires.

Cette analogie dans la nervation des carpelles des genres *Anemone* et *Clematis* a été mise en évidence par Lonay (57).

La Fig. 58 représente une coupe transversale faite au niveau des carpelles : on peut y remarquer : l'importance des sections des filets staminaux, des coupes transversales de carpelles à différents niveaux et les derniers faisceaux *Fc* en voie de séparation.

La Fig. 59 est une coupe longitudinale dans la fleur de *C. Vitalba* passant sensiblement par le centre de l'axe floral.

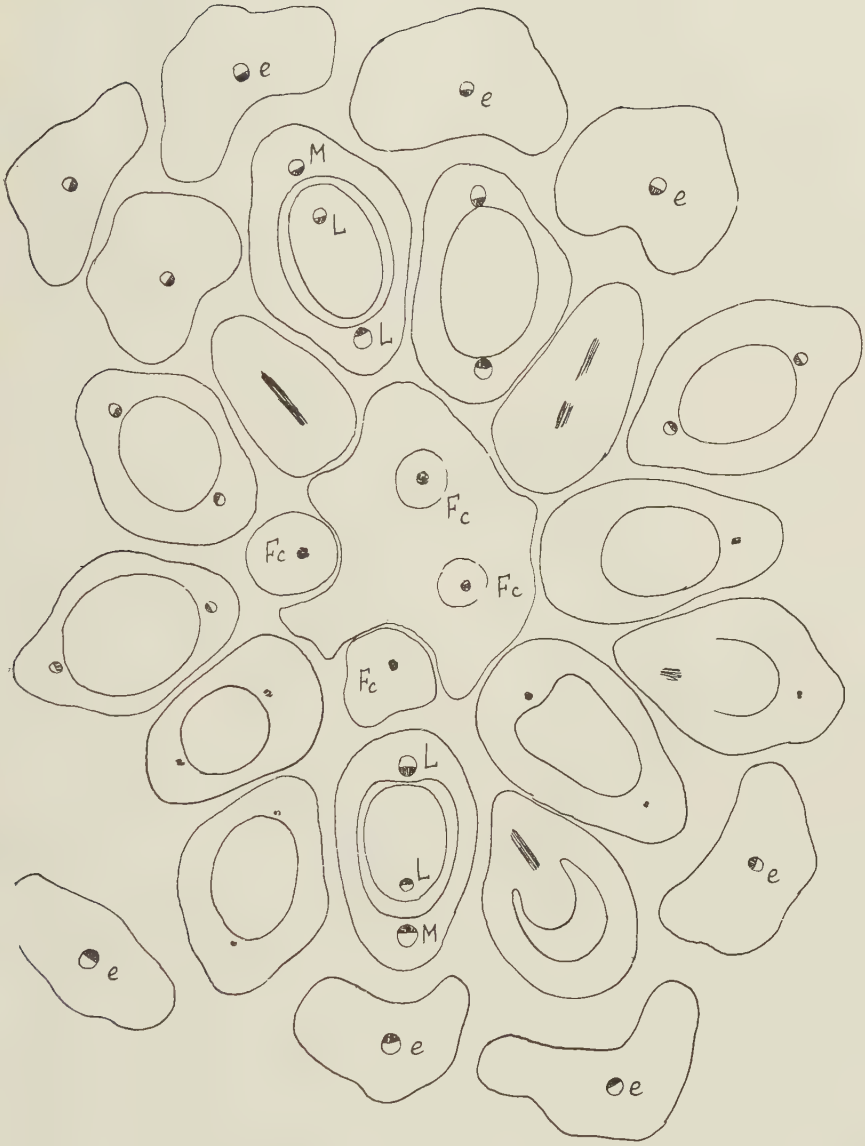


Fig. 58. — *Clematis Vitalba* L. Coupe transversale de la fleur au niveau des carpelles (mêmes lettres que pour la figure précédente).

Fig. 59. — *Clematis Vitalba* L. Coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral (mêmes lettres que pour les coupes transversales).

La course des faisceaux floraux des espèces suivantes est analogue à celle que nous venons de décrire : *Clematis cirrhosa* L., *Clematis recta* L., *Clematis campaniflora* Brot., *Clematis Viticella* L., *Clematis Scottii* Port. Toutefois les espèces *C. recta* et *C. campaniflora* présentent la particularité suivante : les faisceaux résultant des divisions des faisceaux caulinaires se groupent d'une façon assez nette en quatre masses libéro-ligneuses qui se scindent ensuite pour donner les faisceaux staminaux.

Clematis heracleaefolia D. C.

Le nombre des faisceaux caulinaires du pédicelle est plus élevé que dans les espèces précédentes (Fig. 60, I). Le nombre des faisceaux sépalaires *s* qui innervent chaque sépale est également plus élevé : il est de 5 au lieu de 3 (Fig. 60. II et III). La formation des faisceaux staminaux et carpellaires s'opère comme chez les autres espèces.

Clematis Veitchiana Craib.

Le pédicelle contient 4 faisceaux caulinaires qui alternent avec un nombre égal de faisceaux secondaires (Fig. 61, I). Assez rapidement tous ces faisceaux se soudent pour former un anneau libéro-ligneux continu d'où partent les faisceaux sépalaires (Fig. 61, II). Chaque sépale est innervé par 5 faisceaux sépalaires *s*.

La formation des faisceaux staminaux ne présente rien de particulier. L'axe floral au lieu de se désagréger très tôt comme chez toutes les espèces du type *C. Vitalba* conserve son organisation normale jusque dans la partie tout à fait supérieure du réceptacle floral : c'est ce que montre assez bien une coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral (Fig. 61, III). Cette persistance de l'organisation de l'axe floral est tout à fait analogue à celle que nous avons observée chez plusieurs

Fig. 60. — *Clematis heracleaefolia* D. C. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II et III, au niveau des sépales.

s, faisceau sépalaire.

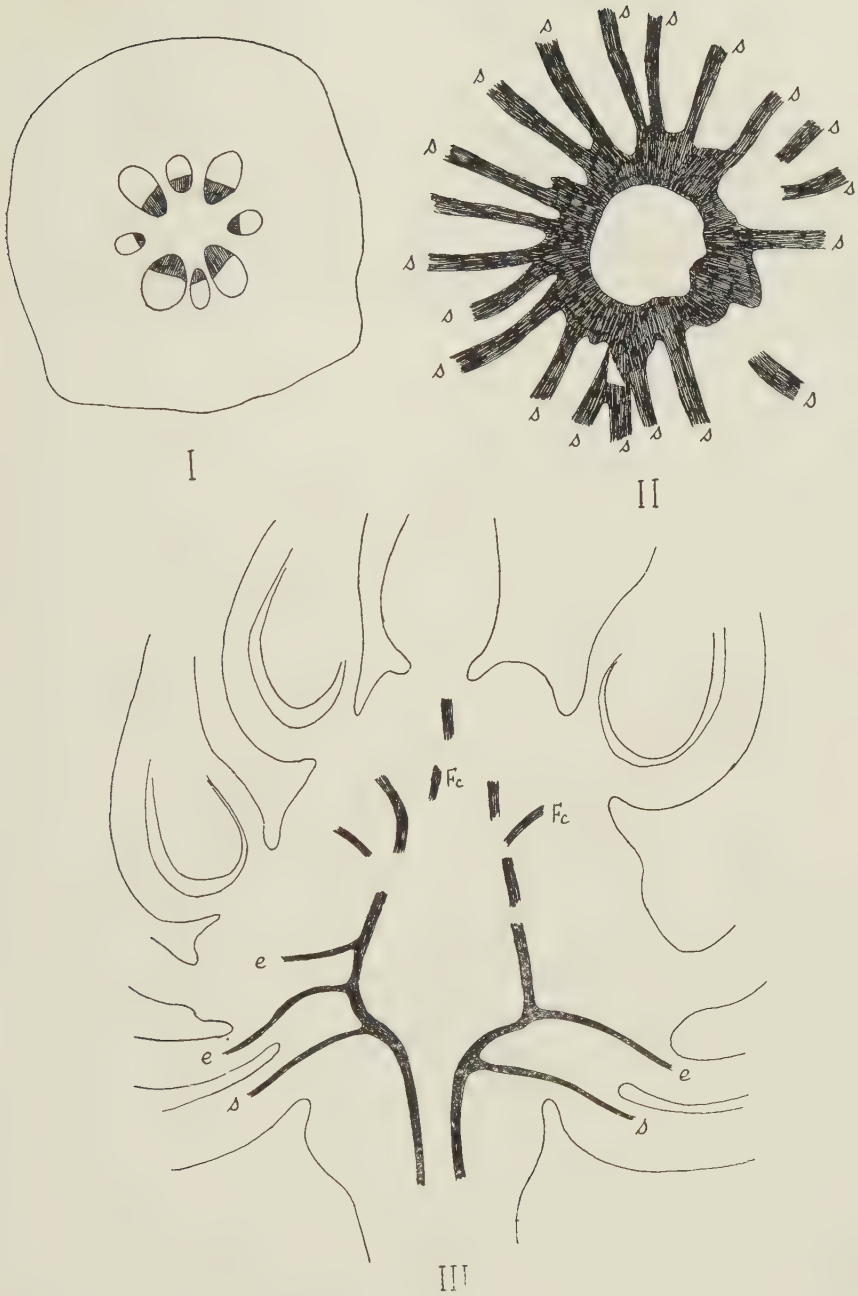


Fig. 61. — *Clematis Veitchiana* Craib. Coupes transversales de la fleur ; I, pédicelle ; II, au niveau des sépales. Coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral : III.

s, faisceau sépalaire ; *e*, faisceau staminal ; *Fc*, faisceau carpellaire.

espèces du genre *Anemone*. Ce caractère anatomique se retrouve d'ailleurs chez les espèces suivantes : *C. integrifolia*, *C. orientalis*, *C. angustifolia*, *C. ochroleuca*, *C. songorica*. Chez toutes ces espèces la nervation des carpelles est la même que celle que nous avons décrite chez *C. Vitalba*. Par contre la formation des faisceaux sépalaires présente de notables différences que nous allons examiner.

Clematis integrifolia L.

Le pédicelle contient 6 faisceaux caulinaires avec un nombre variable de faisceaux secondaires comme chez *C. Vitalba* (Fig. 62, I). Les faisceaux caulinaires se divisent le plus souvent en trois faisceaux auxquels se soudent les faisceaux secondaires (Fig. 62, II). Chaque sépale est innervé par 5 faisceaux sépalaires (Fig. 62, III et IV).

La formation des faisceaux sépalaires de l'espèce *Clematis orientalis* L. est identique.

Clematis angustifolia Jacq.

Parmi toutes les espèces du genre *Clematis* que nous avons étudiées *C. angustifolia* est la seule qui présente normalement plus de 4 sépales, leur nombre s'élève en général à 8. Le pédicelle, très différent de celui des espèces précédentes, renferme 10 faisceaux caulinaires (Fig. 63, I). Chaque sépale est innervé par 3 faisceaux sépalaires *s*, ces derniers présentent de nombreuses anastomoses (Fig. 63, II).

Clematis ochroleuca Ait.

Le nombre des faisceaux pédicellaires est assez élevé, parmi eux on en distingue 6 plus importants que les autres et qui peuvent être assimilés aux faisceaux caulinaires des autres espèces. Chaque sépale est innervé par 5 faisceaux sépalaires *s* (Fig. 63, III).

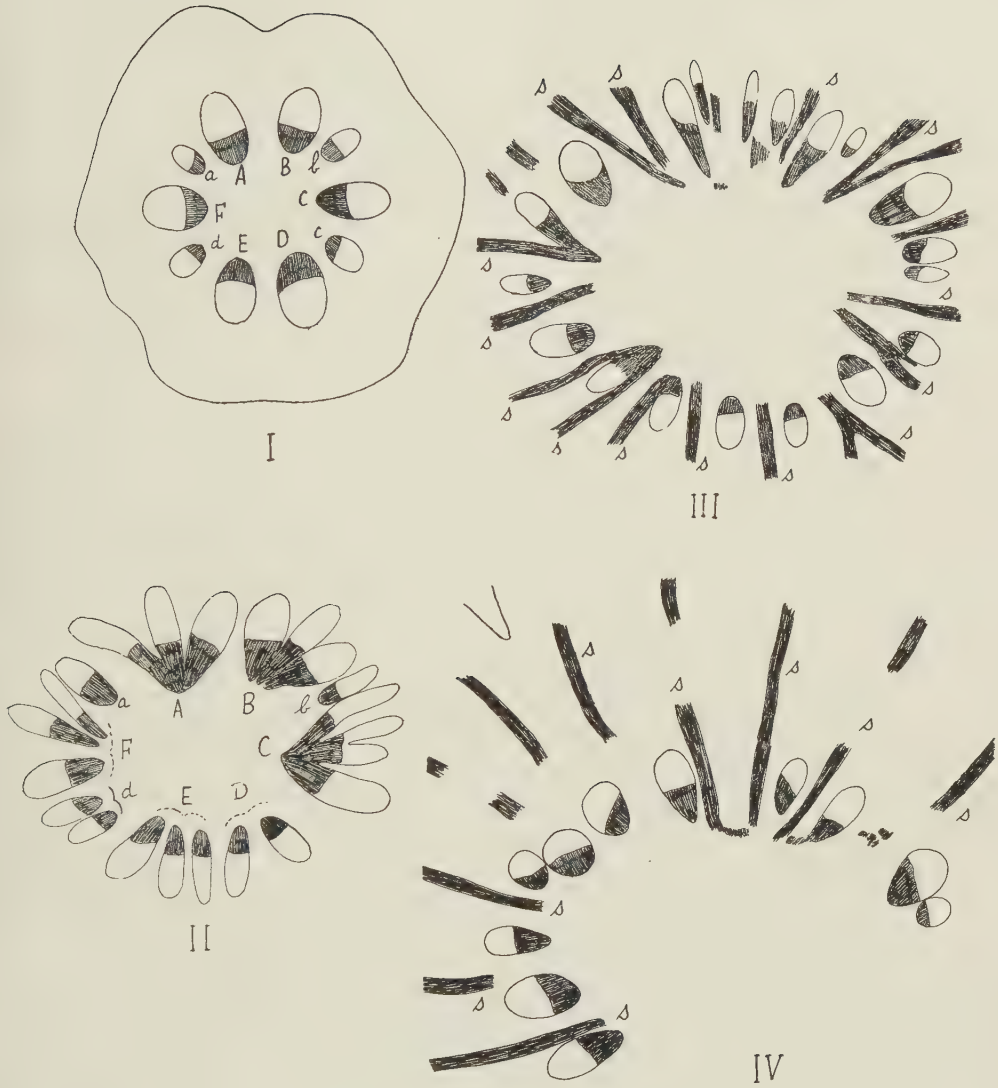


Fig. 62. — *Clematis integrifolia* L. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III et IV, au niveau des sépales.
s, faisceau sépalaire.

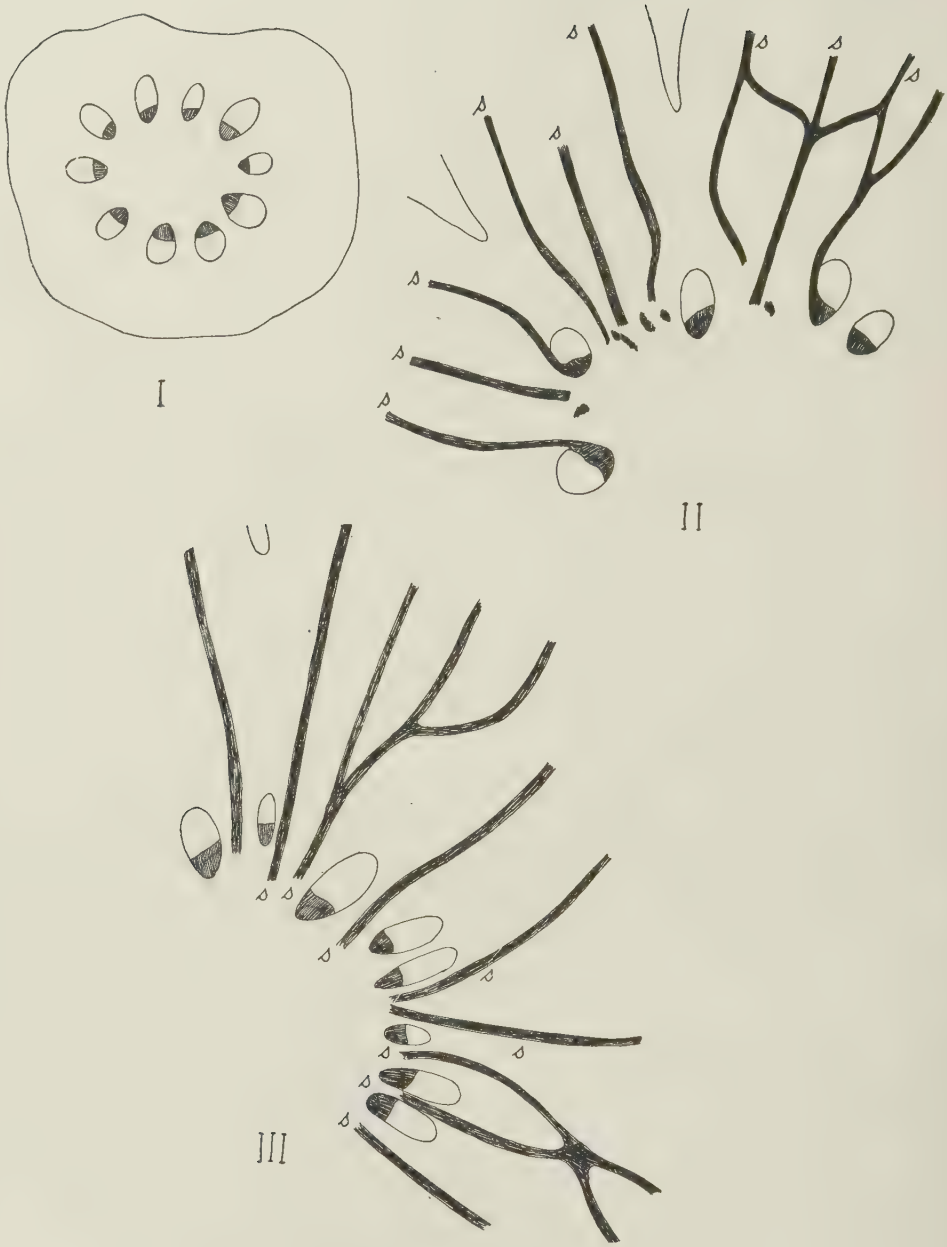


Fig. 63. — *Clematis angustifolia* Jacq. Coupe transversale de pédicelle : I ; fragment de coupe transversale de la fleur au niveau des sépales : II ; *Clematis ochroleuca* Ait. Fragment de coupe transversale de la fleur au niveau des sépales : III.
s, faisceau sépalaire.

Clematis songorica Bunge.

Le système libéro-ligneux floral de cette espèce est remarquablement développé. Le pédicelle contient 7 à 8 faisceaux caulinaires (Fig. 64, I). Ces derniers faisceaux se divisent partiellement (Fig. 64, II) puis forment un anneau libéro-ligneux presque continu (Fig. 64, III) aux dépens duquel se forment les faisceaux sépalaires (Fig. 64, IV). Chaque sépale est innervé par 5 faisceaux sépalaires *s* (Fig. 65, I), à remarquer à ce niveau les faisceaux dont le bois enserre presque complètement le liber.

Au-dessus du niveau des faisceaux sépalaires les faisceaux de l'axe floral reforment un anneau libéro-ligneux presque continu qui se désagrège ensuite pour donner les faisceaux staminaux *e* (Fig. 65, II).

Conclusion.

La nervation des sépales est moins hétérogène dans le genre *Clematis* que dans le genre *Anemone* : en effet le nombre des faisceaux sépalaires qui innervent chaque sépale ne varie que de 3 à 5, aucune espèce ne présente de sépale innervé par un seul faisceau sépalaire à 3 branches comme chez *Anemone nemorosa*.

La formation des faisceaux staminaux est identique à celle des genres *Adonis* et *Anemone*.

Quant à la disposition des faisceaux de l'axe floral au-dessus du niveau des dernières étamines, on peut classer les espèces du genre *Clematis* que nous avons étudiées en deux groupes équivalents à ceux que nous avons établis pour le genre *Anemone*.

1er groupe. — L'axe floral se désorganise complètement en donnant les différents faisceaux qui se rendent dans les carpelles : *C. Vitalba*, *C. cirrhosa*, *C. recta*, *C. campaniflora*, *C. Viticella*, *C. Scottii*, *C. heracleaefolia*.

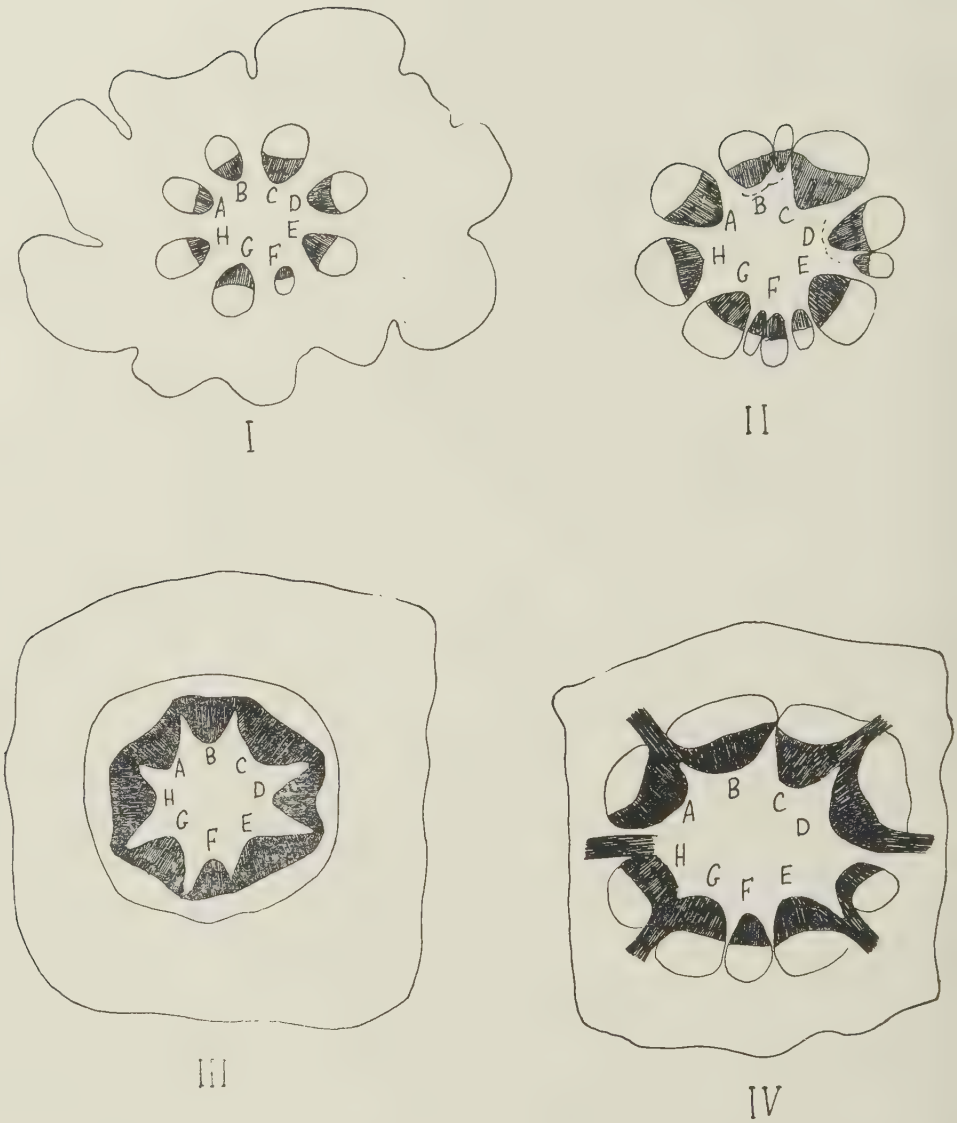


Fig. 64. — *Clematis songorica* Bunge. Coupes transversales de pédicelle à différents niveaux : I, II, III, IV.

Fig. 65. — *Clematis songorica* Bunge. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des sépales ; II, au niveau des étamines.

s, faisceau sépalaire ; *e*, faisceau staminal.

2e GROUPE. — Tout en donnant les faisceaux qui se rendent dans les carpelles l'axe floral conserve son organisation normale jusqu'à l'extrémité supérieure du réceptacle floral : *C. Vetchiana*, *C. integrifolia*, *C. orientalis*, *C. angustifolia*, *C. ochroleuca*, *C. songorica*.

La nervation des carpelles est identique à celle des carpelles du genre *Anemone*, toutefois nous n'avons trouvé dans le genre *Clematis* aucune espèce présentant des faisceaux analogues aux faisceaux *lα* des espèces *Anemone dichotoma* et *Anemone rivularis*.

En somme la course des faisceaux floraux du genre *Clematis* est très voisine de celle du genre *Anemone*, c'est pourquoi nous ne pouvons admettre en ce qui concerne ces deux genres les classifications de De Candolle (22) et de Bentham et Hooker (6) dans lesquelles ils sont séparés dans deux tribus différentes.

Genre *Thalictrum* L.

ESPÈCES ÉTUDIÉES : *Thalictrum isopyroides* C. A. Mey, *Thalictrum minus* L., *Thalictrum fœtidum* L., *Thalictrum alpinum* L., *Thalictrum majus* Jacq.

ORIGINE : Jardin botanique du Muséum.

Comme dans le genre *Clematis* le calice se compose presque toujours de 4 sépales. Les pétales font défaut. Les étamines sont nombreuses. Le gynécée est formé d'un nombre indéterminé de carpelles. Chaque carpelle renferme un seul ovule disposé comme l'ovule fertile des genres *Anemone* et *Clematis* ; il n'y a pas d'ovules rudimentaires.

COURSES DES FAISCEAUX FLORAUX.

Thalictrum isopyroides C. A. Mey.

Le pédicelle présente 4 faisceaux caulinaires sensiblement égaux A, B, C, D (Fig. 66, I). Tous ces faisceaux se divisent

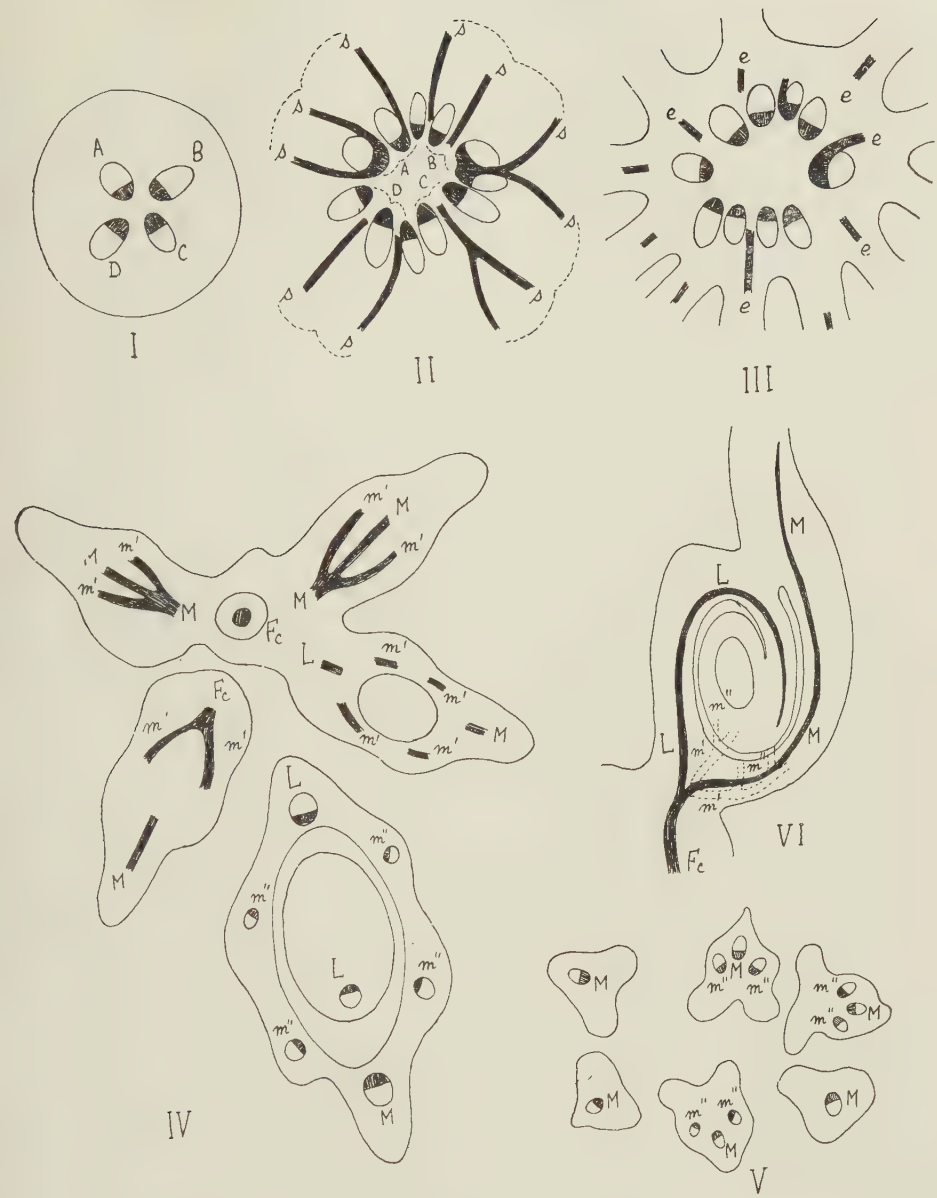


Fig. 66. — *Thalictrum isopyroides* C. A. Mey. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, au niveau des sépales ; III, au niveau des étamines ; IV, carpelles ; V, styles ; coupe longitudinale de carpelle : VI.

s, faisceau sépalaire ; *e*, faisceau staminal ; *Fc*, faisceau carpellaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

comme l'indique la Fig. 66, II en un certain nombre de faisceaux : parmi ces derniers les uns gagnent la périphérie pour pénétrer dans les sépales tandis que les autres continuent leur course tout en donnant une partie des faisceaux sépalaires *s*.

Chaque sépale est innervé par 2 ou 3 faisceaux sépalaires *s* (Fig. 66, II), dans cette même figure les accolades réunissent les faisceaux sépalaires se rapportant à un même sépale. Smith (82) étudiant l'espèce *Thalictrum dioicum* L. indique également 2 ou 3 faisceaux sépalaires par sépale.

La formation des faisceaux staminaux *e* se fait suivant les deux processus habituels (Fig. 66, III).

Au-dessus du niveau des dernières étamines, l'axe floral se désorganise suivant le processus que nous avons étudié chez *Anemone nemorosa*. Les faisceaux *Fc* provenant de cette désorganisation pénètrent dans les carpelles et s'y divisent presque aussitôt en deux faisceaux : un faisceau médian *M* qui innerve le style et un faisceau prélatéral *L* qui innerve l'ovule. Jusqu'ici la nervation du carpelle de *Thalictrum* est la même que celle des genres *Anemone* et *Clematis* ; elle en diffère par contre par le caractère suivant : en effet à peine formé le faisceau *M* émet latéralement deux faisceaux *m*' qui fournissent à leur tour des faisceaux *m*'', lesquels se redressent verticalement (Fig. 66, IV et VI). Ces faisceaux *m*' rappellent les faisceaux *m*' et *m*'' que nous avons vus dans le genre *Adonis*, par contre ce même genre ne possède pas de faisceaux équivalents des faisceaux *m*'' du genre *Thalictrum*. Lonay (57) note la présence de faisceaux analogues aux faisceaux *m*'' dans les carpelles du genre *Thalictrum*, sans en indiquer la formation.

A la base du style nous trouvons deux faisceaux *m*'' et le faisceau *M* qui se continue seul à la partie supérieure (Fig. 66, V).

Les courses des faisceaux floraux des espèces *Thalictrum majus* Jacq. et *Thalictrum alpinum* L. sont semblables à celle que nous venons de décrire.

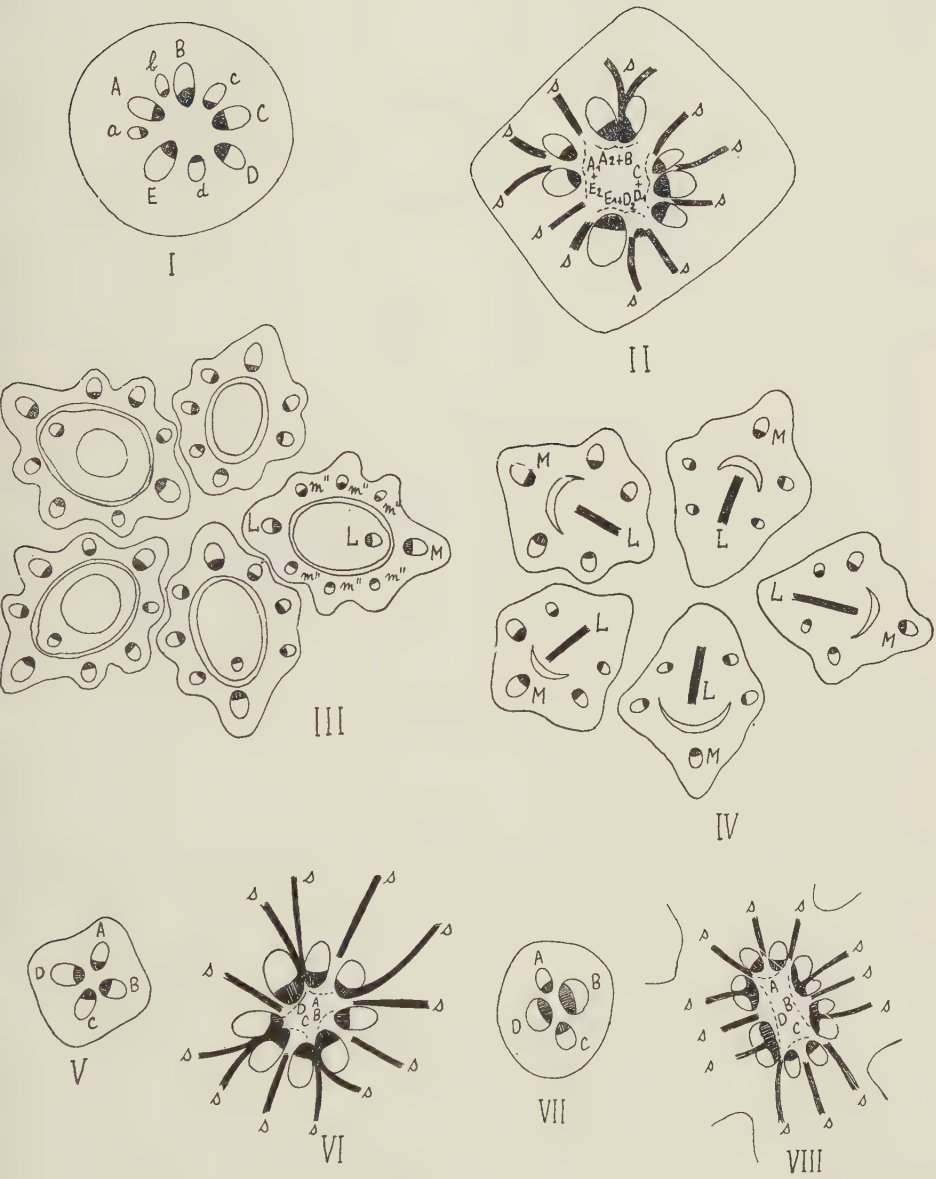


Fig. 67. — *Thalictrum minus* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, au niveau des sépales ; III et IV, carpelles. — *Thalictrum majus* Jacq. Coupes transversales de la fleur : V et VII, pédicelle ; VI et VIII, au niveau des sépales.

s, faisceau sépalaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Thalictrum minus L.

Le pédicelle contient 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E accompagnés d'un nombre variable de faisceaux secondaires *a*, *b*, *c*, *d* (Fig. 67, I). Les faisceaux A, D, E se divisent en deux faisceaux, ce qui donne les faisceaux A_1, A_2, D_1, D_2, E_1, E_2. Ces derniers faisceaux de même que les faisceaux B et C se fusionnent de la façon suivante : A_2+B, $C+D_1$, D_2+E_1, E_2+A_1 (Fig. 67, II). Les 4 faisceaux ainsi obtenus se divisent et donnent les faisceaux sépalaires *s* de la même façon que chez les espèces précédentes. Il existe d'ailleurs des exemplaires de *T. minus* dont le pédicelle renferme 4 faisceaux caulinaires qui se comportent comme ceux de *T. isopyroides*.

Chaque sépale est innervé par 3 faisceaux sépalaires *s* (Fig. 67, II).

Les faisceaux carpellaires sont les mêmes que ceux des espèces précédentes sauf que le nombre des faisceaux *m*'' est plus élevé (Fig. 67, III et IV).

La course des faisceaux floraux de l'espèce *Thalictrum fœtidum* L. est identique à celle de *T. minus*.

Remarque. — D'après ce que nous venons de voir chez *T. minus*, le nombre des faisceaux caulinaires est variable chez une même espèce.

Marié (61) étudiant l'espèce *T. alpinum* indique 4 ou 5 faisceaux pédicellaires, ce nombre pouvant même s'abaisser parfois à 2. Si nous n'avons jamais observé le nombre de 2 faisceaux pédicellaires parmi les exemplaires des espèces différentes que nous avons examinées, nous devons noter toutefois que certains pédicelles de l'espèce *T. majus* présentent une tendance vers le nombre de deux faisceaux. En effet si l'on trouve des exemplaires à 4 faisceaux caulinaires égaux (Fig. 67, V) donnant les faisceaux sépalaires suivant le processus vu plus haut (Fig. 67, VI), d'autres, par contre, présentent 2 faisceaux caulinaires B et D beaucoup

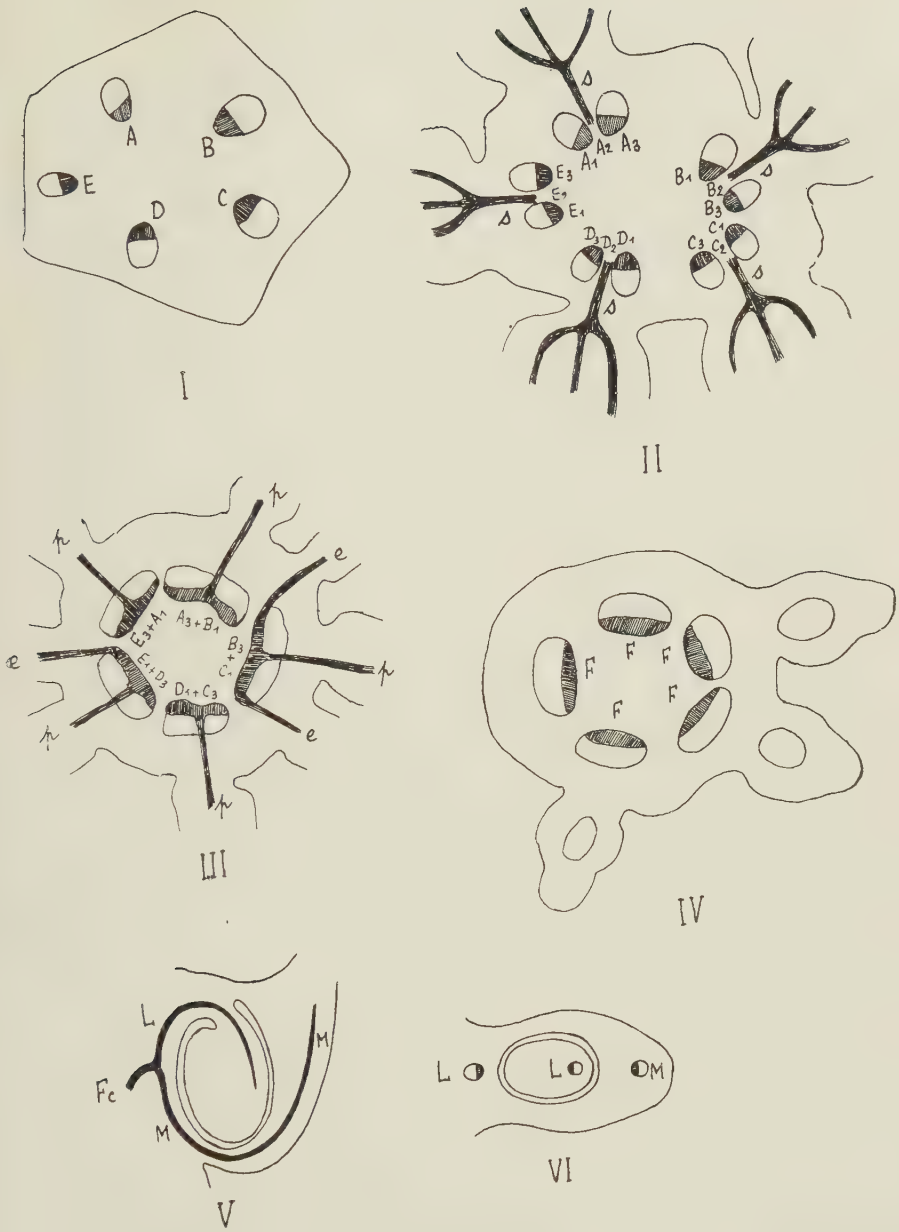


FIG. 68. — *Myosurus minimus* L. Coupes transversales de la fleur : I, pédicelle ; II, au niveau des sépales ; III, au niveau des pétales et des premières étamines ; IV, à la base des carpelles. Coupe longitudinale de carpelle : V. Coupe transversale de carpelle : VI.

s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal ; *Fc*, faisceau carpellaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

plus importants que les deux autres A et C (Fig. 67, VII). Dans ce dernier cas, comme le montre la Fig. 67, VIII, la formation des faisceaux sépalaires *s* est assez régulière.

Conclusion.

Dans l'ensemble la course des faisceaux floraux du genre *Thalictrum* est analogue à celle du genre *Clematis* et plus spécialement des espèces de ce genre que nous avons classées dans le 1er groupe. Les seules différences proviennent de la tendance à la réduction du nombre des faisceaux pédicellaires chez le genre *Thalictrum* et de la présence dans les carpelles des faisceaux *m'*, *m''*, qui sont des dépendances du faisceau médian.

Genre *Myosurus* L.

Espèce étudiée : *Myosurus minimus* L.

Origine : Environs du Perray (Seine-et-Oise).

Le calice se compose de 5 ou 6 sépales : le plus souvent 5 ; les pétales également au nombre de 5 sont très étroits. Les étamines sont peu nombreuses. Les carpelles qui sont assez nombreux renferment un seul ovule disposé comme chez les autres genres de la tribu des Anémonées ; de même que dans le genre *Thalictrum* il n'y a pas d'ovules rudimentaires.

Course des faisceaux floraux.

Myosurus minimus L.

Le pédicelle renferme uniquement 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E (Fig. 68, I), qui se divisent par la suite en 3 faisceaux (Fig. 68, II) ces divisions sont indiquées dans le tableau suivant :

$$A \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{matrix} \right. \qquad B \left\{ \begin{matrix} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{matrix} \right. \qquad C \left\{ \begin{matrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{matrix} \right. \qquad D \left\{ \begin{matrix} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{matrix} \right. \qquad E \left\{ \begin{matrix} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{matrix} \right.$$

Les 5 faisceaux centraux A_2, B_2, C_2, D_2, E_2 qui ne sont autre chose que les 5 faisceaux sépalaires *s* correspondant aux 5 sépales se dirigent vers la périphérie de l'axe floral. Chaque sépale est en effet innervé par un seul faisceau sépalaire *s* qui se divise en 3 branches principales (Fig. 68, II). Les faisceaux latéraux se fusionnent ensuite deux à deux, pour donner les 5 faisceaux suivants : A_3+B_1, B_3+C_1, C_3+D_1, D_3+E_1, E_3+A_1. Ces derniers faisceaux fournissent les 5 faisceaux pétalaires *p* aux dépens de leurs parties centrales et les premiers faisceaux staminaux *e* aux dépens de leurs parties latérales (Fig. 68, III). Les autres faisceaux staminaux se forment suivant les deux processus habituels ; quant aux faisceaux pétalaires ils se divisent tardivement en 3 branches principales.

Les transformations des faisceaux caulinaires qui aboutissent à la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires sont très régulières et analogues à celles que nous avons vues chez les genres *Aquilegia* et *Isopyrum* de la tribu des Helléborées, nous en retrouverons d'ailleurs de semblables chez les Renonculées.

La nervation des sépales par un seul faisceau sépalaire à 3 branches que nous avons déjà rencontrée chez les genres *Nigella*, *Actaea*, *Isopyrum*, *Anemone*, se retrouvera assez fréquemment chez les Renonculées.

Au-dessus du niveau des dernières étamines les faisceaux de l'axe floral se fusionnent de façon à former un certain nombre de gros faisceaux F (le plus souvent 5). Cette fusion des faisceaux de l'axe floral, qui n'existe pas chez les autres genres de la tribu des Anémonées, est différente de celle qui se produit au même niveau chez certains genres de la tribu des Helléborées (*Aquilegia*, *Nigella*) où elle aboutit à la formation d'un anneau libéro-ligneux presque complet. Nous retrouverons cette même fusion exactement semblable dans la tribu des Renonculées.

Les faisceaux F donnent naissance aux faisceaux *Fc* qui se rendent dans les carpelles, suivant un processus

identique à celui que nous étudierons chez les Renonculées.

La nervation des carpelles est la même que chez les genres : *Anemone* et *Clematis* : chaque carpelle est innervé par un faisceau carpellaire *Fc* venant de l'axe floral et qui se divise en deux faisceaux : un faisceau prélatéral *L* et un faisceau médian *M* (Fig. 68, V et VI). Etant donné la surface d'insertion des carpelles, les faisceaux *Fc* y pénètrent à mi-hauteur au lieu de pénétrer à la base (Fig. 68, V). La nervation des carpelles de *Myosurus minimus* a été décrite par Lonay (57) et Bessey (8), nos résultats sont analogues à ceux de ces auteurs.

Conclusion.

Si la nervation des carpelles du genre *Myosurus* est bien du type Anémonée, par contre les transformations des faisceaux de l'axe floral au niveau des derniers faisceaux staminaux et qui aboutissent à la formation des faisceaux se rendant dans les carpelles, sont les mêmes que celles des Renonculées. Ce dernier caractère joint à la présence des pétales rapproche le genre *Myosurus* de la tribu des Renonculées, dans laquelle d'ailleurs il se trouve classé par De Candolle (22) et Bonnier (14).

La tribu des Anémonées et les théories appendiculaire et axile.

Nous avons vu plus haut qu'il était possible de classer les espèces des genres *Anemone* et *Clematis* que nous avons étudiées en deux groupes au point de vue de l'organisation de l'axe floral au niveau de base des carpelles. Dans le premier groupe nous voyons au-dessus du niveau des dernières étamines les faisceaux de l'axe floral s'individualiser et répartir irrégulièrement aussi bien dans l'écorce que dans la moelle avant de pénétrer dans les carpelles : nous

considérons alors l'axe floral comme éteint, puisque les conditions normales de son existence ne sont plus réunies, c'est-à-dire : l'orientation normale des faisceaux et leur disposition en cercle autour d'une moelle continue. De cette destruction précoce de l'axe nous déduisons que les faisceaux se rendant dans les carpelles ou faisceaux carpellaires n'appartiennent plus à l'axe, les carpelles sont donc dans ce cas de nature appendiculaire comme chez les Helléborées. Dans le deuxième groupe, l'extinction de l'axe est beaucoup plus tardive, ce dernier garde son organisation normale tout en donnant les faisceaux carpellaires. Les faisceaux carpellaires ne sont donc pas constitués directement par les faisceaux de l'axe floral, leur formation est analogue à celle des faisceaux qui innervent les autres pièces florales ou appendices. Nous concluons de ces faits que les carpelles des espèces du deuxième groupe sont également de nature appendiculaire. Les espèces du genre *Thalictrum* se comportent à ce point de vue comme celles du premier groupe et les espèces du genre *Adonis* sensiblement comme celles du deuxième. Quant au genre *Myosurus* les transformations des faisceaux de l'axe floral à la base des carpelles sont analogues à celles que nous verrons plus loin dans la tribu des Renonculées dont les carpelles sont également de nature appendiculaire.

TRIBU DES ANÉMONÉES

RÉSUMÉ

Comme dans la tribu précédente les faisceaux des différentes pièces florales dérivent des faisceaux pédicellaires les plus importants ou faisceaux caulinaires, dans les genres *Thalictrum* et *Myosurus* ces faisceaux sont les seuls existants. La nervation des sépales est hétérogène comme chez les Helléborées : le nombre des faisceaux sépalaires, qui innervent chaque sépale et dont la formation est presque

toujours irrégulière, est le plus souvent de 3 ou de 5. On trouve cependant un seul faisceau sépalaire par sépale chez certaines Anémones de même que dans le genre *Myosurus*, leur nombre est au contraire très élevé chez l'espèce *A. japonica*. Les pétales n'existent que dans les genres *Adonis* et *Myosurus* qui sont les plus proches des tribus voisines, leur nervation est la même que celle des pétales des Helléborées.

Les étamines sont innervées par un seul faisceau qui reste indivis, les faisceaux staminaux sont formés suivant les deux processus que nous avons vus dans la tribu précédente.

En ce qui concerne la constitution de l'axe floral au-dessus du niveau des dernières étamines, nous avons pu diviser les Anémones et les Clématites en deux groupes équivalents. Dans un premier groupe l'axe floral se désorganise complètement en donnant les faisceaux qui se rendent dans les carpelles. Dans un deuxième groupe au contraire l'axe floral conserve son organisation normale tout en donnant les faisceaux qui se rendent dans les carpelles, dans ce cas la désorganisation de l'axe floral se fait beaucoup plus tardivement à l'extrémité supérieure du réceptacle floral. Pour ce qui est de cette question de l'axe floral, le genre *Thalictrum* se comporte comme le premier groupe, le genre *Adonis* sensiblement comme le deuxième, tandis que le genre *Myosurus* se rapproche de la tribu des Renonculées.

Les faisceaux carpellaires se divisent en deux faisceaux : un faisceau *M* qui se rend dans le style et un faisceau *L* qui innerve l'ovule fertile unique ; les ovules rudimentaires qui font d'ailleurs défaut dans les genres *Thalictrum* et *Myosurus* ne reçoivent aucun faisceau. C'est donc une nervation toute différente de celle que nous avons observée chez les Helléborées. Toutefois les genres *Isopyrum* et *Adonis* des deux tribus forment transition. La comparaison des nervations des carpelles de ces deux genres nous permet de déduire que les faisceaux *M* et *L* des Anémonées sont les

équivalents des faisceaux médian et prélatéral des Helléborées.

Le genre *Adonis* est le seul de la tribu des Anémonées chez lequel le faisceau prélatéral se subdivise en deux faisceaux latéraux, chez les autres genres au contraire il reste toujours indivis. Cependant chez les espèces *Anemone dichotoma* et *Anemone rivularis* le même faisceau prélatéral présente à un moment donné deux petits faisceaux qui sont peut-être des faisceaux latéraux rudimentaires.

Enfin chez les genres *Adonis* et *Thalictrum*, le faisceau médian donne latéralement un nombre variable de petits faisceaux qui se redressent ; nous reverrons d'ailleurs des faisceaux analogues mais plus importants chez les Renonculées.

De même que chez les Helléborées les carpelles des différents genres des Anémonées sont de nature appendiculaire.

Dans l'ensemble, les genres *Anemone*, *Clematis*, *Thalictrum* nous apparaissent comme très voisins, d'autre part le genre *Adonis* forme transition avec la tribu des Helléborées et le genre *Myosurus* avec celle des Renonculées.

Chapitre III.

TRIBU DES RENONCULÉES

Ainsi que nous l'avons fait remarquer au début de notre étude de la tribu des Anémonées, nous maintenons la tribu des Renonculées dans laquelle nous comprenons provisoirement les genres *Ranunculus*, *Ceratocephalus* et *Ficaria*. Engler et Prantl (70) réunissent ces trois genres en un seul : le genre *Ranunculus* qu'ils classent dans la tribu des Anémonées. Par contre, beaucoup d'auteurs parmi lesquels: De Candolle (22), Baillon (2), Bentham et Hooker (6), Bonnier (14) admettent la tribu des Renonculées.

Au cours de notre exposé nous examinerons les résultats apportés par l'étude de la course des faisceaux floraux au sujet de ces questions.

Genre *Ranunculus* L.

Espèces étudiées : *Ranunculus nemorosus* D. C., *Ranunculus nemorosus* D. C. var. *polyanthemoides* Bor., *Ranunculus bulbosus* L., *Ranunculus alpestris* L., *Ranunculus castellanus* Boiss., *Ranunculus repens* L., *Ranunculus Villarsii* D. C., *Ranunculus arvensis* L., *Ranunculus Flammula* L., *Ranunculus trichophyllus* Chaix, *Ranunculus lomatocarpus* Fisch. et Mey., *Ranunculus nodiflorus* L., *Ranunculus acris* L., *Ranunculus sceleratus* L., *Ranunculus Cymbalaria* Pursh., *Ranunculus amplexicaulis* L., *Ranunculus aconitifolius* L., *Ranunculus trilobus* Desf., *Ranunculus*

parviflorus L., *Ranunculus montanus* Willd., *Ranunculus serbicus* Vis., *Ranunculus adoneus* A. Gray, *Ranunculus Gouani* Willd., *Ranunculus parnassifolius* L., *Ranunculus Kerneri* Freyn., *Ranunculus lanuginosus* L., *Ranunculus brutius* Tenore, *Ranunculus Sprunerianus* Boiss., *Ranunculus anemonaefolius* D. C., *Ranunculus gramineus* L., *Ranunculus monspeliacus* L., *Ranunculus velutinus* Tenore, *Ranunculus cassius* Boiss., *Ranunculus Lingua* L.

Origine : Nos exemplaires de *R. nodiflorus* proviennent de la forêt de Fontainebleau ; ceux de *R. acris*, *R. repens*, *R. bulbosus*, *R. trichophyllus*, *R. sceleratus*, des environs de Nogent-sur-Marne, et tous les autres du Jardin botanique du Muséum.

Le calice des Renoncules se compose de 5 sépales. Le nombre des pétales est de 5 également ; chez quelques espèces ils peuvent être plus ou moins réduits. Les étamines sont presque toujours très nombreuses. Les carpelles sont nombreux également, chacun d'eux renferme un ovule unique horizontal ou plus ou moins ascendant, dont le micropyle est extérieur et inférieur. Par rapport à l'ovule des Anémonées, l'ovule des Renoncules est donc redressé. On n'obesrve jamais d'ovules rudimentaires dans la partie supérieure de la cavité ovarienne.

Course des faisceaux floraux.

La course des faisceaux floraux peut présenter des variations importantes suivant les espèces citées précédemment et que nous serons amenés par la suite à répartir en plusieurs groupes.

Nous commencerons par faire l'étude détaillée de l'espèce : *Ranunculus nemorosus*.

Ranunculus nemorosus D. C.

Le pédicelle qui présente une section de forme étoilée renferme 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E alternant avec

des faisceaux secondaires *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *x* en nombre d'ailleurs variable (Fig. 69, I et Pl. VII, Fig. 1 et 2).

Les faisceaux caulinaires se divisent comme l'indique le tableau suivant (Fig. 69, II) :

$$A \begin{cases} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{cases} \qquad B \begin{cases} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{cases} \qquad C \begin{cases} C_1 \\ \\ C_2 \end{cases} \qquad D \begin{cases} D_1 \\ \\ D_2 \end{cases} \qquad E \begin{cases} E_1 \\ E_2 \\ E_2 \\ E_3 \end{cases}$$

Les faisceaux secondaires ne subissent aucune division, ils se fusionnent avec quelques-uns des faisceaux dont nous venons de voir la formation. Les fusions sont les suivantes : $a+E_3$, $b+B_1$, $c+B_3$, $d+D_1$, $e+E_1$.

Ensuite, excepté les faisceaux A_2, B_2, E_2, E_2, tous les autres faisceaux résultant de la division des faisceaux caulinaires se fusionnent deux à deux pour donner 5 faisceaux que nous désignerons par la lettre P. Les 5 faisceaux se forment comme suit (Fig. 69, III) : $E_3+A_1 = P_1$, $A_3+B_1 = P_2$, $B_3+C_1 = P_3$, $C_2+D_1 = P_4$, $D_2+E_1 = P_5$.

Entre temps le faisceau secondaire *x* est absorbé par la fusion C_2+D_1. Le faisceau D_1 détache sur sa gauche un faisceau D'_1 (Fig. 69, III).

La Fig. 69, IV indique l'origine des faisceaux sépalaires à partir des faisceaux dont nous venons de voir la formation. Chaque sépale est innervé par 2 ou 3 faisceaux sépalaires *s* (Fig. 69, IV et Pl. VII, Fig. 3).

Voici pour chaque sépale le nombre et l'origine des faisceaux sépalaires (Fig. 69, IV) :

Sépale 1 — 2 faisceaux sépalaires
1 faisceau donné latéralement par P_1 et 1 faisceau constitué par A_2.

Sépale 2 — 3 faisceaux sépalaires
2 faisceaux donnés latéralement par P_2 et P_3 et 1 faisceau constitué par B_2.

Sépale 3 — 2 faisceaux sépalaires
2 faisceaux donnés latéralement par P_3 et P_4.

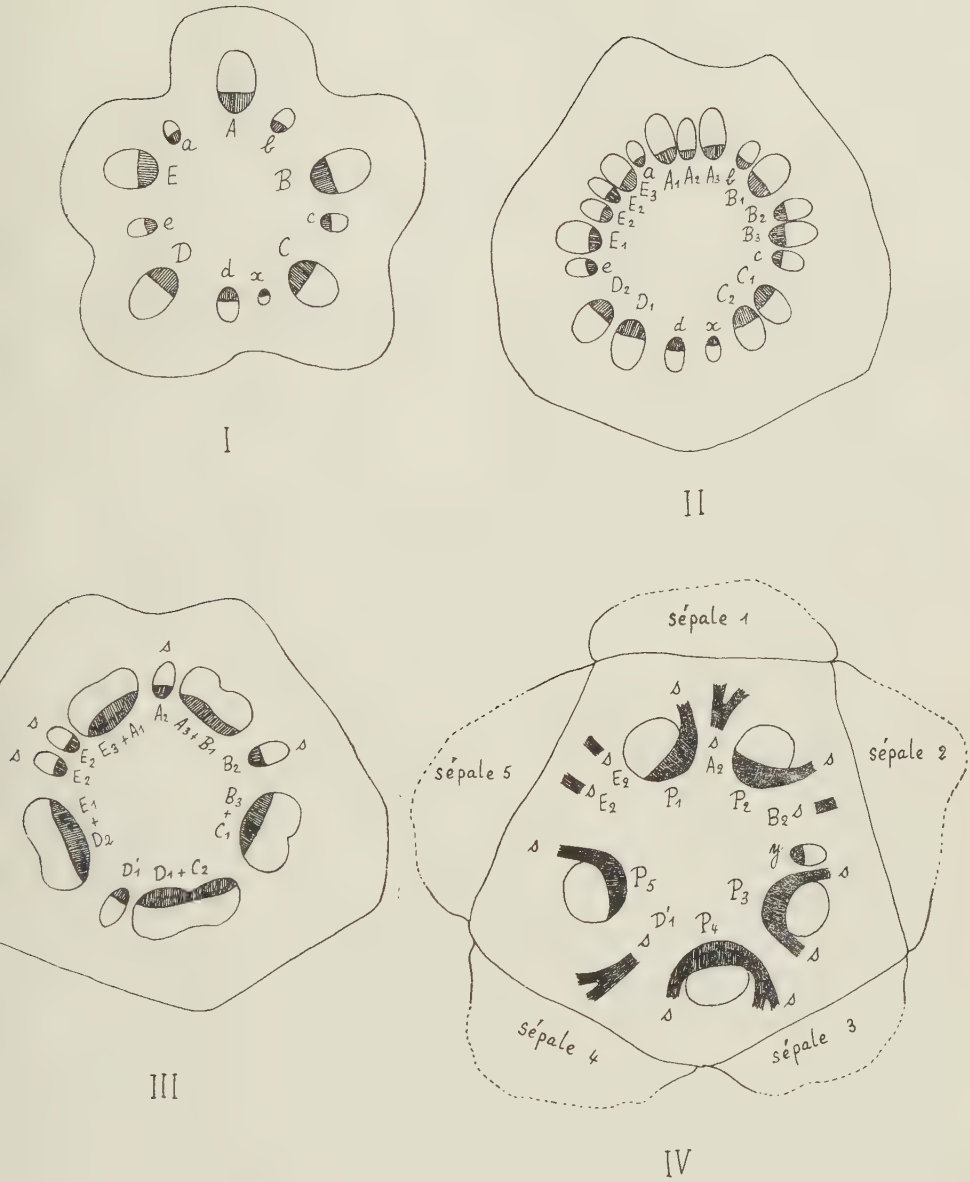


Fig. 69. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupes transversales de la fleur : I, II, III, pédicelle à différents niveaux ; IV, au niveau des sépales.

s, faisceau sépalaire.

Sépale 4 2 faisceaux sépalaires
1 faisceau donné latéralement par P_4 et 1 faisceau constitué par D'_1.
Sépale 5 3 faisceaux sépalaires
1 faisceau donné latéralement par P_5 et 2 faisceaux constitués par les faisceaux E_2.

Remarque. — Au cours de notre exposé, nous appellerons d'une part faisceaux sépalaires centraux, les faisceaux sépalaires qui sont formés directement aux dépens des parties centrales des faisceaux caulinaires et d'autre part faisceaux sépalaires latéraux, ceux qui sont fournis latéralement par les faisceaux P.

Remarque. — Dans le cas de deux faisceaux sépalaires, l'un d'eux se divise très tôt en deux branches sensiblement égales, de sorte que comme dans le cas de trois faisceaux sépalaires on trouve toujours à la base du sépale trois faisceaux principaux. Cette division ramène en somme le nombre des faisceaux sépalaires à trois.

Remarque. — Le point de départ des faisceaux sépalaires fournis par les faisceaux P peut se trouver reporté à l'intérieur de ces derniers faisceaux au lieu d'être situé exactement sur la périphérie. C'est le cas de l'un des faisceaux sépalaires émis par P_3 ; ce qui a pour effet d'en détacher un léger fragment *y* en dehors de la masse principale (Fig. 69, IV). Il ne s'agit pas d'une division très inégale de P_3, car la suite des coupes montre presque aussitôt la reconstitution du faisceau initial. D'ailleurs chez d'autres espèces — *R. repens*, en particulier — le point de départ des faisceaux sépalaires peut se trouver reporté presque au milieu des faisceaux P ; de sorte que ces derniers à un moment donné paraissent divisés en deux parties à peu près égales.

Remarque. — Les sépales étant disposés sur une ligne spirale le long de l'axe floral, une coupe transversale au ni-

veau des sépales ne présente en général qu'une partie des faisceaux sépalaires. Toutefois pour simplifier nous avons représenté dans une même figure tous les faisceaux sépalaires se rapportant aux 5 sépales (Fig. 69, IV). La figure en question doit donc être considérée comme la projection sur un plan de tous les faisceaux sépalaires. La même remarque s'applique à la figure représentant les faisceaux pétalaires et à toutes les figures similaires qui concernent la tribu des Renonculées.

Au-dessus des sépales nous ne trouvons plus dans l'axe floral que les 5 faisceaux P. Ces derniers ne tardent pas à se diviser en 3 faisceaux chacun : un faisceau central et deux faisceaux latéraux. Les divisions sont les suivantes (Fig. 70, I) :

$$P_1 \begin{cases} p'_1 \\ p_1 \\ p'_2 \end{cases} \quad P_2 \begin{cases} p'_3 \\ p_2 \\ p'_4 \end{cases} \quad P_3 \begin{cases} p'_5 \\ p_3 \\ p'_6 \end{cases} \quad P_4 \begin{cases} p'_7 \\ p_4 \\ p'_8 \end{cases} \quad P_5 \begin{cases} p'_9 \\ p_5 \\ p'_{10} \end{cases}$$

Les faisceaux centraux p_1, p_2, p_3, p_4, p_5 gagnent la périphérie de l'axe floral et constituent les faisceaux pétalaires. Chacun des 5 pétales est innervé par un faisceau pétalaire qui se divise en trois branches principales (Fig. 70, I et Pl. VII, Fig. 4). Après le départ des faisceaux pétalaires les faisceaux latéraux p'_1, p'_2, p'_3, p'_4, p'_5, p'_6, p'_7, p'_8, p'_9, p'_{10} continuent leur course et donnent tout d'abord les faisceaux staminaux *e*. La formation de ces derniers se fait suivant les deux processus des tribus précédentes et que nous avons exposés dans notre étude des espèces *Helleborus fœtidus* et *Trollius europaeus*.

Nous examinerons l'application de ces deux processus aux faisceaux *p'* et quelques cas particuliers.

Premier processus.

Le faisceau staminal est fourni aux dépens de la partie centrale d'un faisceau de l'axe floral, ce qui provoque la division de ce dernier en deux faisceaux constitués par les parties latérales.

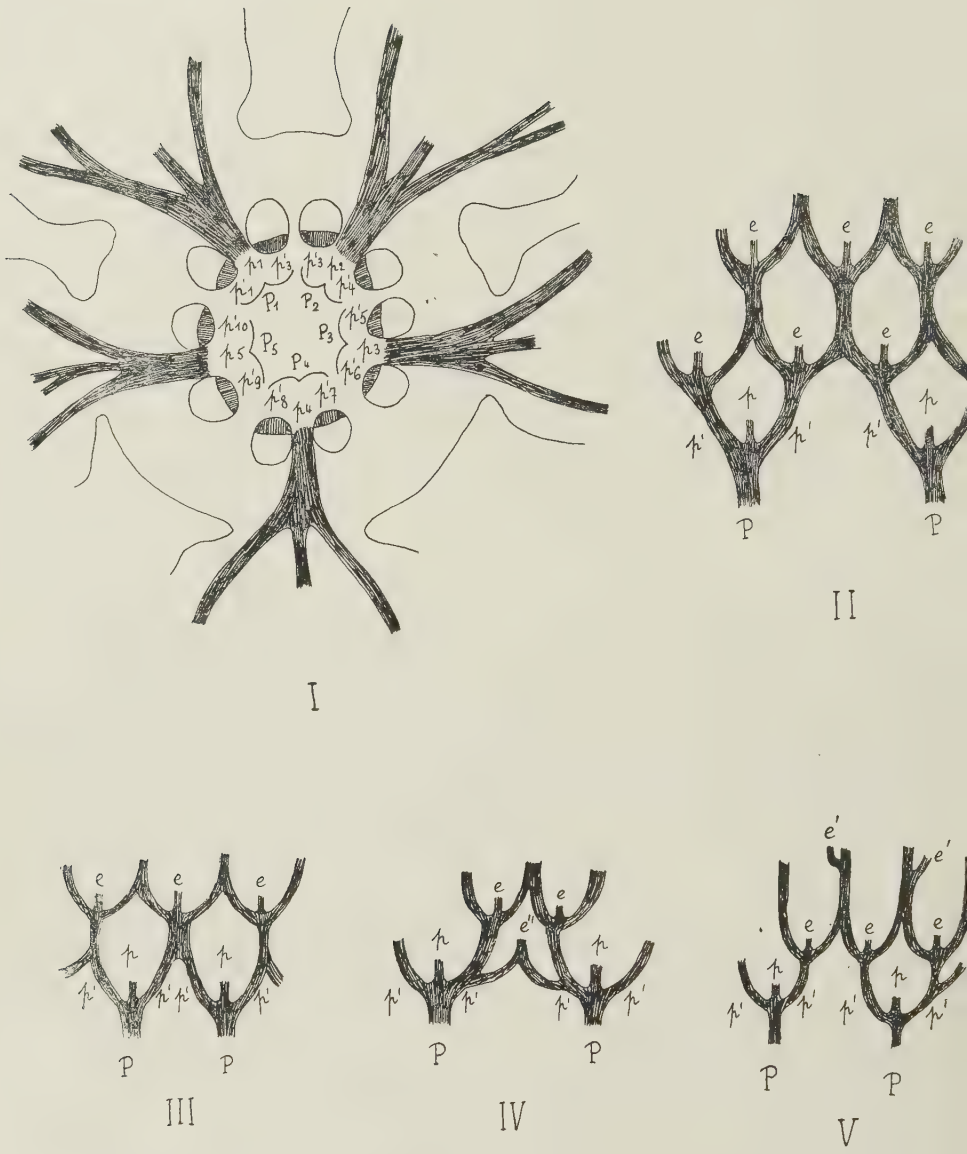


Fig. 70. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe transversale de la fleur au niveau des pétales : I ; fragments schématiques de la course longitudinale des faisceaux staminaux : II, III, IV, V. *p*, faisceau pétalaire ; *e*, *e*', *e*'', faisceaux staminaux.

Le cas le plus fréquent est le suivant : deux faisceaux adjacents *p'* se fusionnent pour former un seul faisceau qui donnera un faisceau staminal *e* aux dépens de sa partie centrale (Fig. 70, III), les parties latérales peuvent se fusionner à leur tour deux à deux pour former des faisceaux donnant des faisceaux staminaux suivant le même processus.

Comme variante les faisceaux *p'* peuvent donner directement sans se fusionner des faisceaux staminaux *e* (Fig. 70, II).

Ce premier processus de formation des faisceaux staminaux est analogue au processus de formation des faisceaux pétalaires et des faisceaux sépalaires constitués par les parties centrales des faisceaux caulinaires.

Deuxième processus.

La formation du faisceau staminal aux dépens du faisceau de l'axe floral correspondant n'entraîne pour ce dernier aucune division, que le point de départ soit sur la périphérie ou à l'intérieur.

C'est le cas des faisceaux staminaux *e'* (Fig. 70, V). Comme cas particulier, le faisceau staminal peut être fourni latéralement par deux faisceaux de l'axe floral : c'est ce qui se produit pour le faisceau *e''* formé par deux faisceaux *p''* (Fig. 70, IV).

Les Fig. 71, I et II montrent un certain nombre de faisceaux staminaux formés suivant l'un ou l'autre de ces processus — voir également à ce sujet la Fig. 5 de la Pl. VII —

En général les faisceaux staminaux des premières étamines sont surtout formés suivant le premier processus, ceux des autres suivant le deuxième. Les faisceaux staminaux qui innervent les dernières étamines sont des faisceaux récurrents : en effet, le point de départ de ces faisceaux est situé beaucoup plus haut que l'insertion des étamines qui leur correspondent, de sorte que les faisceaux staminaux $e\alpha$ en question se dirigent de haut en bas dans l'axe floral avant d'entrer dans les étamines (Fig. 74, III). Dans la

même figure nous voyons que la branche centrale *pc* des faisceaux pétalaires innerve l'onglet nectarifère.

Remarque. — Les faisceaux de l'axe floral peuvent se subdiviser pour donner des faisceaux qui forment ensuite des faisceaux staminaux suivant le premier ou le deuxième processus.

Remarque. — De même que dans les tribus précédentes les faisceaux staminaux restent toujours indivis.

Au-dessus du niveau des dernières étamines, nous voyons les faisceaux de l'axe floral se fusionner de façon à former un petit nombre de faisceaux assez importants : F_1, F_2, F_3, F_4, F_5, F_6, F_7 (Fig. 71, III). Sauf les faisceaux F_2 et F_5 qui sont de plus petite taille, tous les autres se divisent en trois faisceaux comme l'indique le tableau suivant (Fig. 71, IV) :

$$F_1 \begin{cases} f'_1 \\ Fc \\ f''_1 \end{cases} \qquad F_3 \begin{cases} f'_3 \\ Fc \\ f''_3 \end{cases} \qquad F_4 \begin{cases} f'_4 \\ Fc \\ f''_4 \end{cases} \qquad F_6 \begin{cases} f'_6 \\ Fc \\ f''_6 \end{cases} \qquad F_7 \begin{cases} f'_7 \\ Fc \\ f''_7 \end{cases}$$

Les 5 faisceaux *Fc* gagnent la périphérie de l'axe flora pour se rendre chacun dans un carpelle (Fig. 72, I) ; de même que dans la tribu des Anémonées nous les désignerons sous le nom de faisceaux carpellaires.

Un peu plus haut nous retrouvons dans l'axe floral 7 faisceaux : F'_1, F'_2, F'_3, F'_4, F'_5, F'_6, F'_7 qui sont formés comme suit :

$$f''_7+f'_1=F'_1, f''_1=F'_2, F_2+f'_3=F'_3, f''_3+f'_4=F'_4, f''_4=F'_5$$
$$F_5+f'_6=F'_6, f''_6+f'_7=F'_7.$$

Les faisceaux F'_1, F'_3, F'_4, F'_6, F'_7 se divisent ensuite en 3 faisceaux comme les faisceaux F ; les faisceaux centraux *Fc* résultant de ces divisions se rendent dans les carpelles (Fig. 72, II).

Ce premier processus de formation des faisceaux carpellaires aux dépens de la partie centrale d'un faisceau de l'axe floral est analogue au processus de formation des faisceaux pétalaires et au premier processus de formation des faisceaux staminaux.

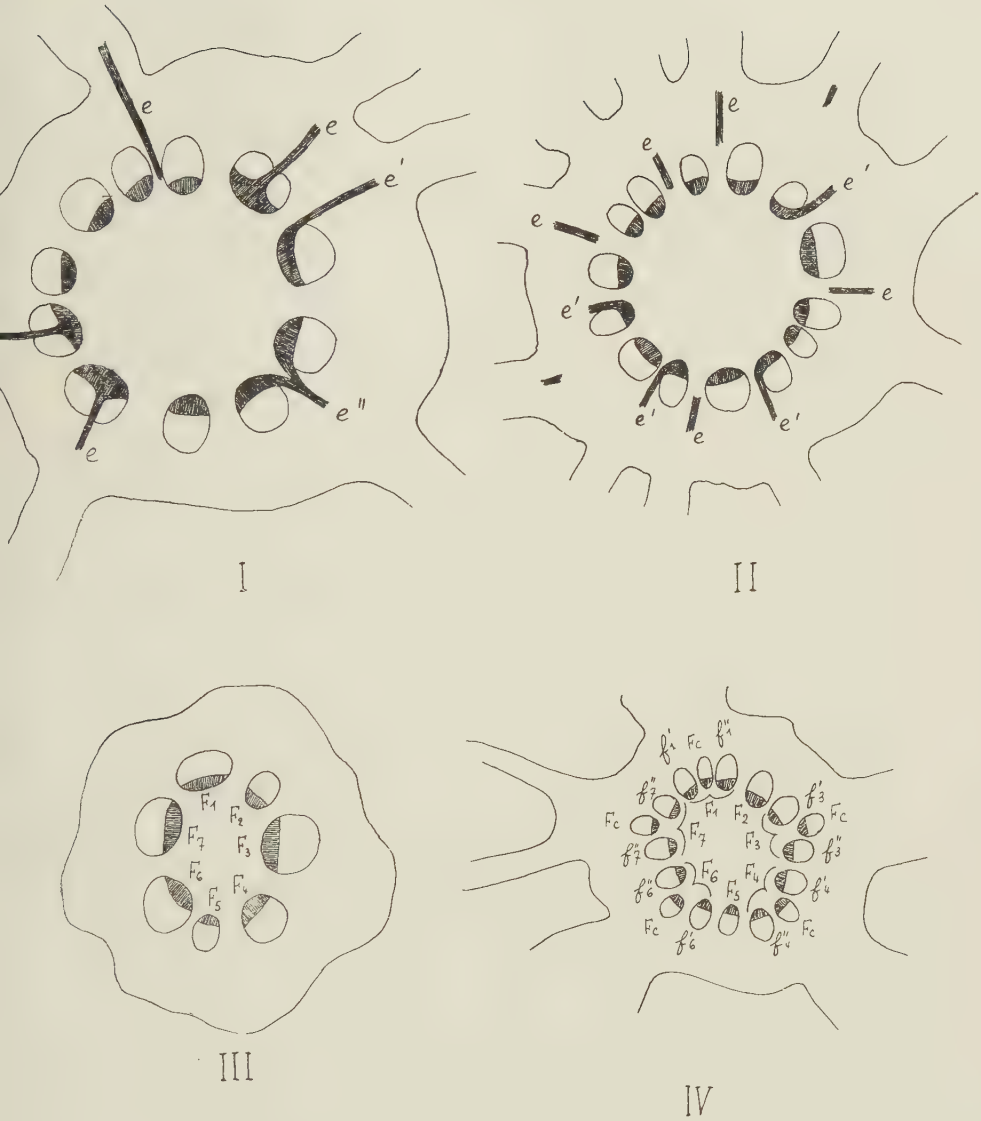


Fig. 71. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupes transversales de la fleur I et II, au niveau des étamines ; III et IV, à la base des carpelles.

Fc, faisceau carpellaire.

Les premiers carpelles sont seuls innervés suivant ce premier processus, les autres sont innervés suivant un processus analogue au deuxième processus des faisceaux staminaux : en effet, les faisceaux latéraux résultant de la division des faisceaux F' ne se fusionnent pas et donnent des faisceaux carpellaires sans subir de division, c'est également le cas du faisceau F'_5 (Fig. 72, II).

Enfin les derniers carpelles sont innervés par les dernières ramifications de l'axe floral qui y disparaissent complètement. L'extinction de l'axe floral est donc très tardive de même que chez les Anémonées du deuxième groupe.

Remarque. — Si l'on excepte les premiers carpelles, la formation des faisceaux carpellaires est analogue à celle des Anémonées du deuxième groupe.

Remarque. — De même qu'au niveau des faisceaux staminaux, les faisceaux de l'axe floral peuvent se subdiviser en faisceaux qui donnent des faisceaux carpellaires *Fc* en général suivant le deuxième processus : c'est le cas du faisceau F'_2 qui se divise en deux faisceaux dont l'un donne un faisceau carpellaire suivant le processus en question (Fig. 72, II). Le nombre de ces subdivisions est en rapport avec le nombre des carpelles chez les différentes espèces. Par exemple elles sont particulièrement nombreuses chez l'espèce *Ranunculus sceleratus* L. où le nombre des carpelles est très élevé (Fig. 75, II).

Remarque. — Il y a donc une sorte de parallélisme entre les différents processus de formation des faisceaux staminaux et carpellaires : d'une façon générale, les faisceaux de l'axe floral importants donnent des faisceaux staminaux ou carpellaires suivant le premier processus, tandis que ceux de plus petite taille donnent les mêmes faisceaux suivant le deuxième processus. Les dernières ramifications des faisceaux de l'axe floral encore plus réduites disparaissent complètement dans les carpelles.

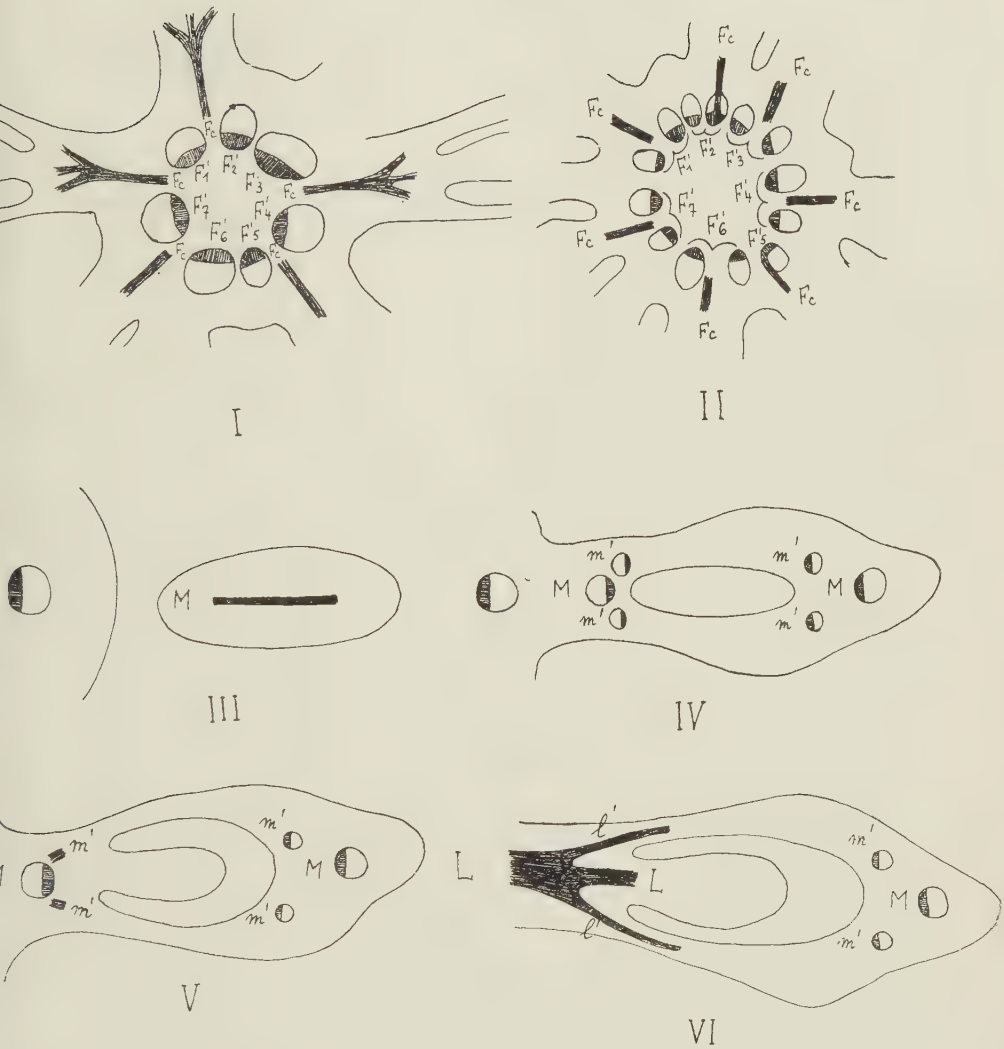


Fig. 72. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupes transversales de la fleur : I et II au niveau des carpelles ; coupes transversales de carpelles à différents niveaux : III, IV, V, VI.

Fc, faisceau carpellaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

On observe ainsi une sorte de relation entre l'importance des faisceaux de l'axe floral et la façon dont ils donnent les faisceaux staminaux ou carpellaires. En effet, la taille des faisceaux de l'axe floral diminue des premières aux dernières étamines, il en est de même de ceux qui correspondent aux faisceaux carpellaires par suite de la concentration des faisceaux de l'axe en quelques gros faisceaux à la base des premiers carpelles.

Remarque. — Les transformations des faisceaux caulinaires qui aboutissent à la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires rappellent par leur régularité celles que nous avons vues chez les genres *Aquilegia*, *Isopyrum* et *Myosurus*. La formation des faisceaux staminaux se fait comme dans les tribus précédentes. Par contre la fusion des faisceaux de l'axe floral en quelques gros faisceaux au-dessus du niveau des dernières étamines est un caractère tout à fait nouveau qui n'existe pas dans la tribu des Anémonées sauf dans le genre *Myosurus* qui est d'ailleurs intermédiaire entre cette dernière tribu et celle des Renonculées. De plus cette fusion est toute différente de celle que l'on observe au même niveau chez certains genres de la tribu des Helléborées où elle aboutit à la formation simultanée de tous les faisceaux carpellaires ce qui amène l'extinction de l'axe.

Nous allons étudier maintenant la nervation du carpelle.

Dès son entrée dans le carpelle, le faisceau carpellaire *Fc* se divise comme chez les Anémonées en deux faisceaux : un faisceau carpellaire médian *M* qui innerve le style et un faisceau carpellaire prélatéral *L* qui innerve l'ovule (Fig. 73, V, Fig. 74, II et III, Pl. VIII, Fig. 6). Mais contrairement à ce qui se passe chez les Anémonées, l'ovule étant sensiblement horizontal ou légèrement ascendant, le faisceau *L* se rend directement dans l'ovule sans décrire de coude.

Cette division du faisceau *Fc* en deux faisceaux principaux *M* et *L* est assez difficile à observer car ces deux der-

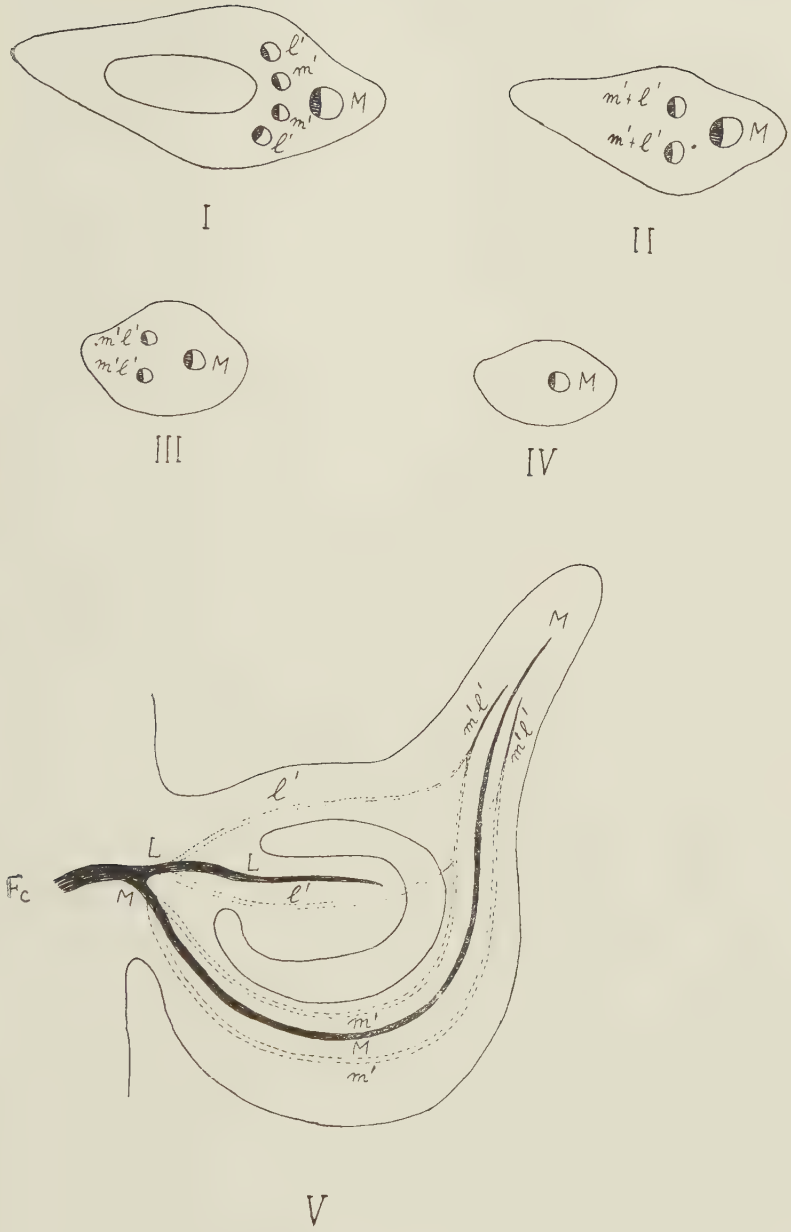


Fig. 73. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupes transversales de carpelle et de style : I, II, III, IV ; coupe longitudinale schématique de carpelle : V.

Fc, faisceau carpellaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

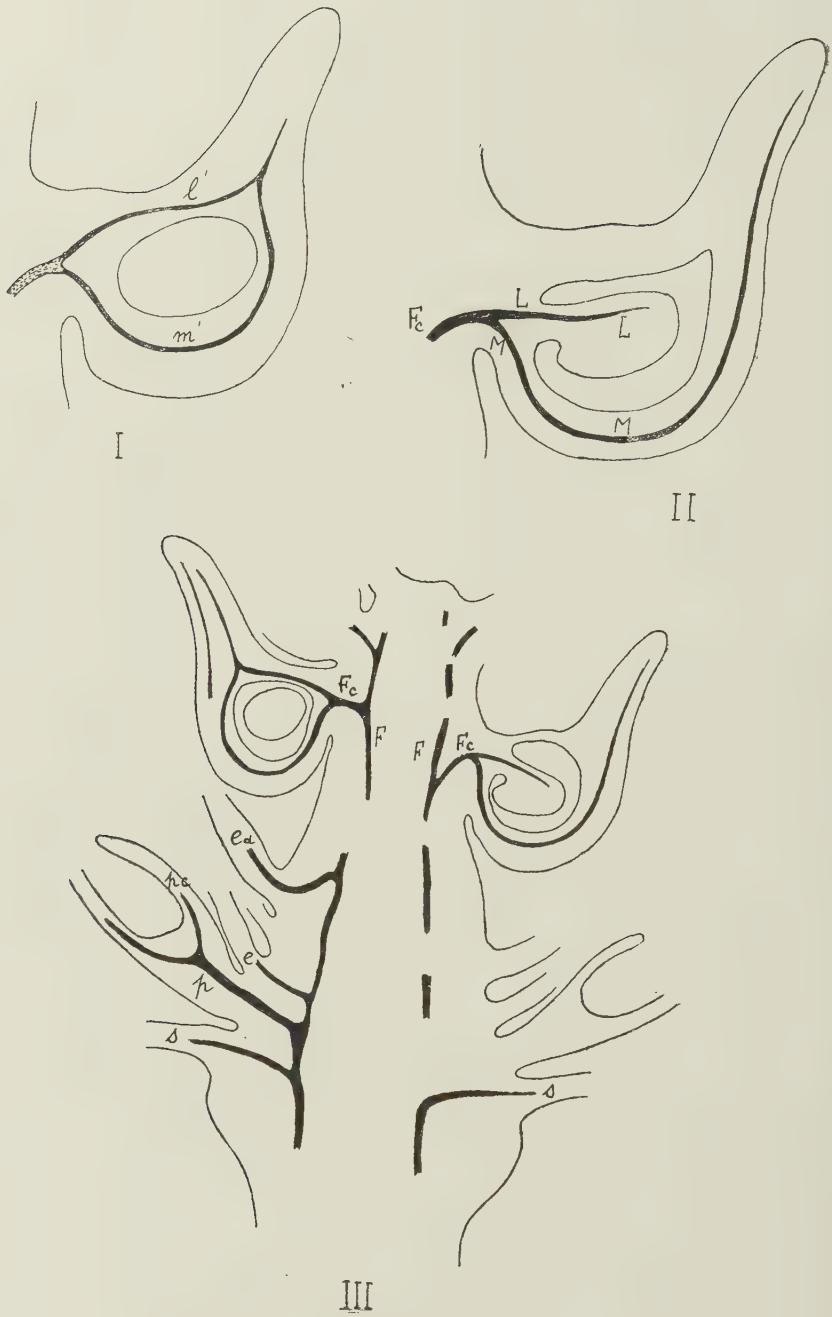


Fig. 74. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupes longitudinales de carpelle : I et II ; coupe longitudinale de la fleur passant sensiblement par le centre de l'axe floral : III (mêmes lettres que pour les coupes transversales).

niers faisceaux à peine formés donnent des faisceaux latéraux importants.

En effet, le faisceau *M* émet latéralement deux faisceaux *m'* (Fig. 72, III, IV, V et Fig. 73, V) analogues aux faisceaux similaires des genres *Adonis* et *Thalictrum*. De même le faisceau *L* émet latéralement deux faisceaux latéraux *l'* dont nous n'avons jamais vu d'équivalents dans aucun des genres précédents (Fig. 72, VI et Fig. 73, V).

Après avoir poursuivi leur course parallèlement aux faisceaux *M* et *L* les faisceaux *m'* et *l'* situés d'un même côté du carpelle se fusionnent deux à deux à la base du style pour donner deux faisceaux *m'l'*, *m'l'* (Fig. 73, I, II III, V, Fig. 74, I, III, Pl. IX, Fig. 1). A la base du style nous trouvons donc les trois faisceaux suivants : le faisceau *M* et deux faisceaux *m'l'* (Fig. 73, III et V), à la partie supérieure on trouve seulement le faisceau *M* (Fig. 73, IV). D'ailleurs les faisceaux *m'l'* peuvent se terminer librement dans le style, ou se fusionner en un seul faisceau, ou encore se souder au faisceau *M*. Quelquefois l'un seulement des faisceaux *m'l'* se soude à *M*, l'autre se termine librement.

La Fig. 75, I est un schéma représentant longitudinalement la course des faisceaux floraux de *Ranunculus nemorosus*. Les lettres sont les mêmes que celles des coupes transversales.

Nous nous proposons d'étudier maintenant les autres espèces du genre *Ranunculus* dont nous avons cité les noms plus haut. Nous diviserons cette étude en deux parties. Dans la première partie nous étudierons les variations présentées par les différentes espèces dans l'organisation de leurs pédicelles et la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires.

Dans la deuxième partie nous étudierons les variations de la nervation des carpelles.

Remarque. — Dans cette étude des différentes espèces du genre *Ranunculus* nous ne parlerons pas des étamines dont la nervation ne subit aucune variation.

Première Partie.

Nous classerons les différentes espèces de Renoncules que nous avons étudiées en trois groupes.

Premier groupe.

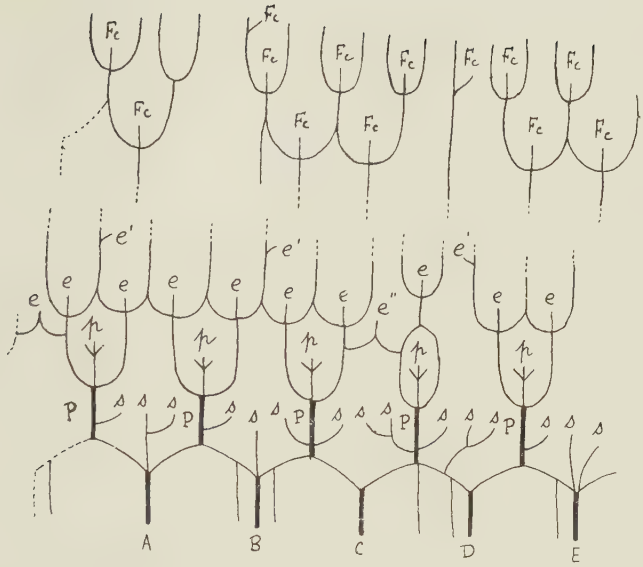
Le premier groupe est formé par les espèces dont la course des faisceaux floraux est analogue à celle de *R. nemorosus*. Chez toutes ces espèces le pédicelle présente une section de forme étoilée et renferme 5 faisceaux caulinaires accompagnés d'un nombre variable de faisceaux secondaires. Les faisceaux caulinaires se divisent en plusieurs faisceaux, parmi ces derniers : les uns constituent la totalité ou une partie des faisceaux sépalaires, les autres se fusionnent pour former 5 faisceaux importants (faisceaux P) qui fournissent les faisceaux pétalaires aux dépens de leur partie centrale. Le nombre des faisceaux caulinaires correspond à celui des sépales, de même le nombre des faisceaux P correspond à celui des pétales, ainsi qu'à celui des faisceaux caulinaires.

Chaque sépale est innervé par un nombre de faisceaux sépalaires qui varie de 1 à 3, par contre les pétales sont toujours innervés par un seul faisceau.

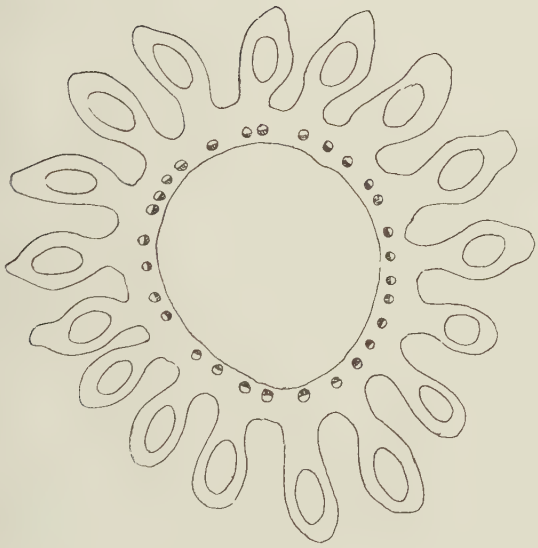
La course des faisceaux floraux des espèces suivantes est exactement semblable à celle de *R. nemorosus* : *R. nemorosus* var. *polyanthemoides*, *Ranunculus bulbosus*, *Ranunculus alpestris*, *Ranunculus castellanus*. Nous placerons également dans le premier groupe un certain nombre d'espèces dont la course des faisceaux floraux, bien qu'analogue dans l'ensemble à celle de *R. nemorosus*, présente certaines particularités que nous allons examiner.

Ranunculus repens L.

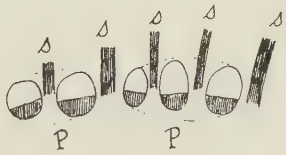
Le point de départ des faisceaux sépalaires *s* donnés par les faisceaux P, au lieu de se trouver sur la périphérie, est



I



II



III

IV

Fig. 75. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Course longitudinale des faisceaux floraux : I. — *Ranunculus sceleratus* L. Coupe transversale de la fleur au niveau des carpelles : II — *Ranunculus repens* L. Formation des faisceaux sépalaires : III ; faisceau pétalaire : IV (mêmes lettres que pour les figures précédentes).

reporté à l'intérieur desdits faisceaux, de sorte qu'à un moment donné ils paraissent divisés en deux faisceaux, ou trois faisceaux si le faisceau P donne deux faisceaux sépalaires dans le même plan (Fig. 75, III). Comme nous l'avons déjà expliqué plus haut il s'agit d'une division apparente, car après le départ des faisceaux sépalaires les faisceaux P se trouvent reconstitués, ces derniers faisceaux ne devant se diviser véritablement que lors de l'émission des faisceaux pétalaires.

Nous avions d'ailleurs déjà noté cette particularité chez *R. nemorosus*, mais à titre d'exception (cas du faisceau P_3, Fig. 69, IV).

Toujours dans l'espèce *R. repens*, les faisceaux pétalaires *p* sont mal individualisés, à peine formés aux dépens de la partie centrale des faisceaux P, ils se divisent en trois branches.

Ranunculus Villarsii D. C.

A côté de sépales innervés comme ceux de *R. nemorosus*, cette espèce présente parfois des sépales innervés par un seul faisceau sépalaire formé aux dépens de la partie centrale d'un faisceau caulinaire et qui se divise en trois branches principales. La nervation de ces sépales est donc analogue à celle des pétales, ainsi que nous l'avons déjà observé dans les tribus précédentes chez les genres *Isopyrum*, *Myosurus*.

Tous les sépales sont innervés par un seul faisceau sépalaire à trois branches chez les espèces suivantes : *Ranunculus arvensis*, *Ranunculus Flammula*, *Ranunculus trichophyllus*, *Ranunculus nodiflorus*, *Ranunculus lomatocarpus*.

Comme type d'espèce dont tous les sépales sont innervés comme les pétales nous prendrons l'espèce *R. lomatocarpus* pour en étudier en détail la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires.

Ranunculus lomatocarpus Fisch et Mey.

Le pédicelle renferme 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E. Le nombre des faisceaux secondaires est très réduit, l'exemplaire que nous étudions ne possède qu'un seul faisceau secondaire x (Fig. 76, I).

Les faisceaux caulinaires émettent latéralement des petits faisceaux qui émigrent vers la périphérie de l'axe floral ; ces faisceaux se fusionnent deux à deux pour former les faisceaux α, β, δ, γ (Fig. 76, II). Le faisceau α est formé par des fragments de A et de B, de même le faisceau β est formé par B et C, δ par C et D, γ par E et A. Le faisceau secondaire x se trouve englobé dans la formation de β. Les faisceaux α, β, δ, γ sont particuliers à l'espèce que nous étudions, ils sont d'ailleurs très faibles et ne jouent aucun rôle important.

Les faisceaux caulinaires se divisent en trois faisceaux comme l'indique le tableau suivant (Fig. 76, III) :

$$A \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{matrix} \right. \qquad B \left\{ \begin{matrix} B_1 \\ B_2 \\ B_3 \end{matrix} \right. \qquad C \left\{ \begin{matrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \end{matrix} \right. \qquad D \left\{ \begin{matrix} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{matrix} \right. \qquad E \left\{ \begin{matrix} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{matrix} \right.$$

Les faisceaux centraux A_2, B_2, C_2, D_2, E_2 gagnent rapidement la périphérie de l'axe floral pour constituer les faisceaux sépalaires s.

Chaque sépale est innervé par un seul faisceau sépalaire qui se divise en trois branches (Fig. 76, III et Pl. IX, Fig. 2). Ces faisceaux sépalaires sont équivalents aux faisceaux sépalaires centraux de *R. nemorosus*, par contre les faisceaux sépalaires latéraux de cette dernière espèce n'ont pas d'équivalents chez *R. lomatocarpus*.

Le processus de nervation des sépales par un seul faisceau sépalaire paraît être dérivé du processus à trois faisceaux sépalaires par suite de la disparition des deux faisceaux sépalaires latéraux. Cette disparition entraîne le développement du faisceau sépalaire unique qui, en se divi-

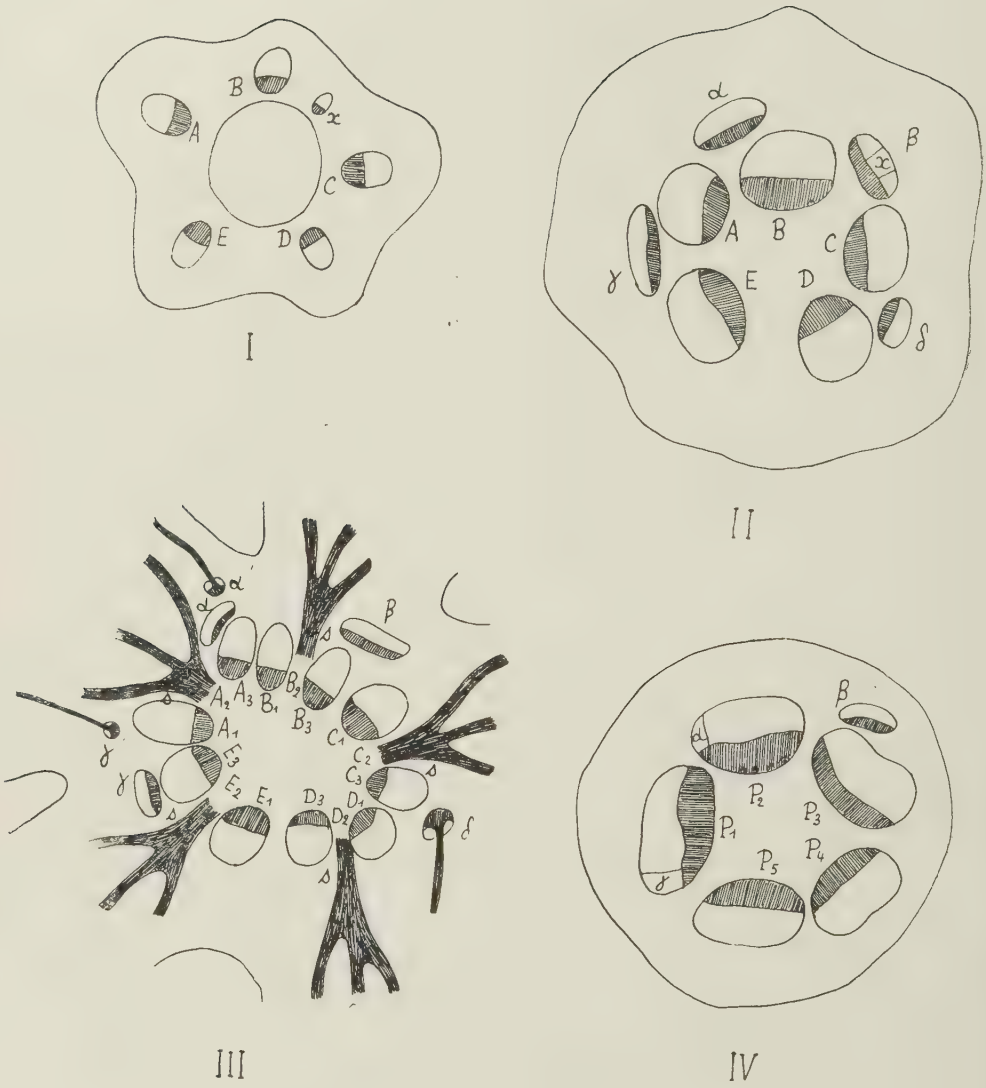


Fig. 76. — *Ranunculus lomatocarpus* Fisch et Mey. Coupes transversales de la fleur : I et II, pédicelle ; III, au niveau des sépales ; IV, un peu au-dessus du niveau des sépales.

s, faisceau sépalaire.

sant en trois branches principales, nous ramène en quelque sorte au cas de trois faisceaux sépalaires.

Dans l'un comme dans l'autre cas on trouve toujours trois faisceaux principaux à la base du sépale. Les sépales innervés par deux faisceaux sépalaires constitueraient à ce point de vue un stade intermédiaire de la disparition des faisceaux sépalaires donnés par les faisceaux P. Dans ce dernier cas le nombre des faisceaux principaux à la base des sépales est également ramené à trois par la division de l'un des faisceaux sépalaires.

Le faisceau δ de même que les faisceaux α' et γ' donné par α et γ pénètrent dans les sépales où ils s'éteignent rapidement (Fig. 76, III).

Les faisceaux latéraux provenant des divisions des faisceaux caulinaires se fusionnent deux à deux pour former 5 faisceaux P équivalents à ceux que nous avons vus chez *R. nemorosus* (Fig. 76, IV) :

$$E_3+A_1=P_1,\ A_3+B_1=P_2,\ B_3+C_1=P_3,\ C_3+D_1=P_4,\ D_3+E_1=P_5.$$

Les faisceaux α et γ se soudent respectivement aux faisceaux P_2 et P_1 (Fig. 76, IV).

Les faisceaux P_2, P_3, P_5 donnent naissance aux faisceaux pétalaires p_2, p_3, p_5 aux dépens de leurs parties centrales comme les faisceaux similaires de *R. nemorosus*. Le faisceau β se soude au faisceau pétalaire p_3 (Fig. 77, I).

Par contre les faisceaux P_1 et P_4 donnent les faisceaux pétalaires p_1 et p_4 aux dépens de l'une de leurs parties latérales sans éprouver de division. Ce processus de formation des faisceaux pétalaires n'a pas d'équivalent chez *R. nemorosus*, il est analogue au deuxième processus de formation des faisceaux staminaux et carpellaires (Fig. 71, I). De même que chez *R. nemorosus* les faisceaux pétalaires se divisent en trois branches principales (Pl. IX, Fig. 3). Quelquefois le faisceau pétalaire se divise tout d'abord en deux branches dont l'une se subdivise à son tour (cas du faisceau p_2, Fig. 77, I).

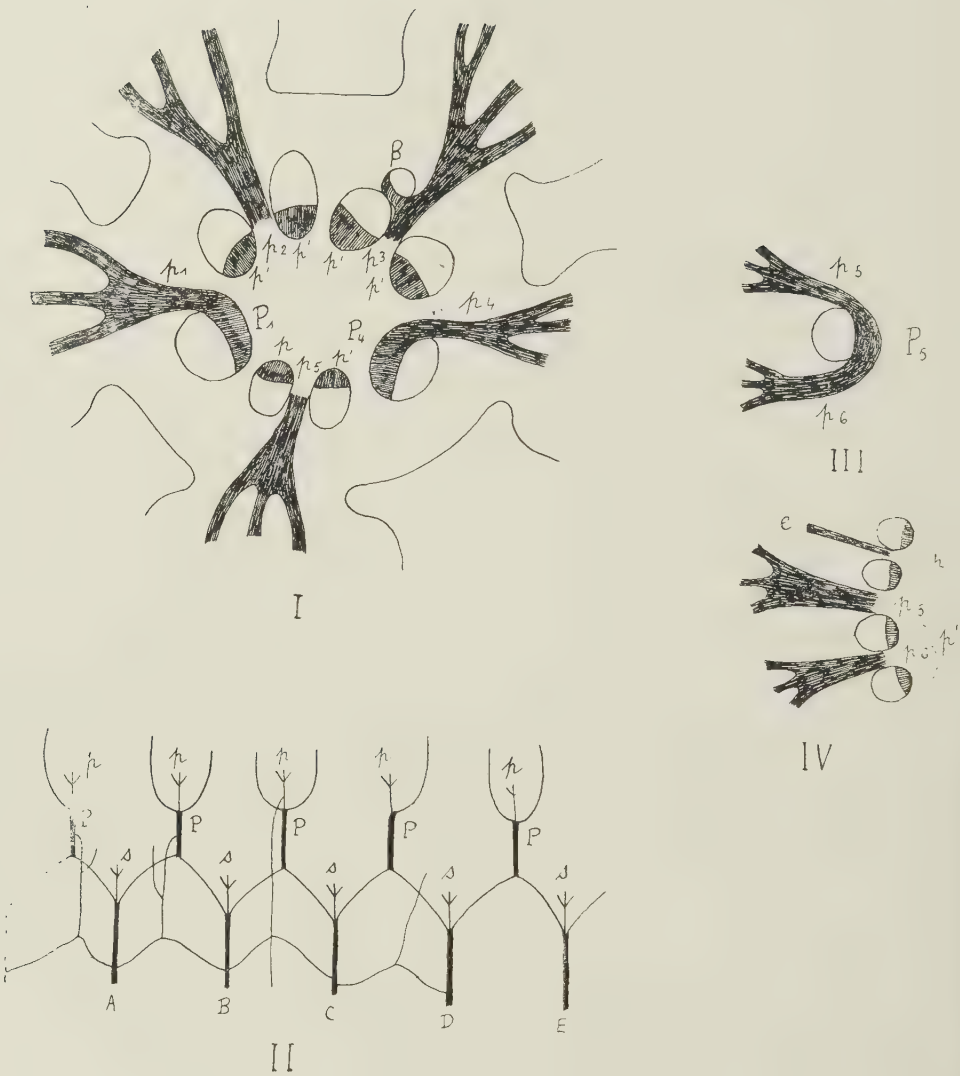


FIG. 77. — *Ranunculus lomatocarpus* Fisch. et Mey. Coupe transversale de la fleur au niveau des pétales : I ; course longitudinale des faisceaux floraux : II. Formation d'un 6e faisceau pétalaire dans le genre *Ranunculus* : III et IV.
p, faisceau pétalaire ; *e*, faisceau staminal.

Dans l'espèce *R. lomatocarpus* les faisceaux sépalaires sont tout à fait semblables aux faisceaux pétalaires, tout au plus peut-on remarquer que le plus souvent la division en trois branches des faisceaux sépalaires se fait beaucoup plus tôt que celle des faisceaux pétalaires.

La Fig. 77, II est un schéma longitudinal représentant la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires de *R. lomatocarpus*.

Remarque. — L'espèce *R. Villarsii* dont nous avons parlé plus haut présente assez souvent à côté de fleurs à 5 sépales et 5 pétales, dont la course des faisceaux floraux est analogue à celle de *R. nemorosus*, d'autres fleurs à 4 sépales et 5 pétales. Dans ce dernier cas on observe 4 faisceaux caulinaires dans le pédicelle qui donnent les faisceaux sépalaires suivant le processus habituel. Aux 4 faisceaux caulinaires correspondent 4 faisceaux P, l'un de ces derniers donne latéralement deux faisceaux pétalaires ce qui ramène leur nombre à 5, alors que normalement il ne devrait y en avoir que 4.

Remarque. — Bien que le nombre normal des pétales soit de 5 chez les espèces que nous avons étudiées jusqu'ici, il n'est pas rare de rencontrer dans la nature des exemplaires comportant 6 pétales. Le faisceau pétalaire correspondant au 6e pétale peut être formé de deux façons différentes :

1er cas. — L'un des faisceaux P-P_5- donne latéralement deux faisceaux pétalaires p - p_5 et p_6 - au lieu d'un comme on peut le constater chez certains faisceaux P de *R. lomatocarpus* (Fig. 77, III).

2e cas. — L'un des faisceaux P - P_5- donne un faisceau pétalaire normal p_5 en même temps que les deux faisceaux latéraux habituels p'. L'un des deux faisceaux p' donne aux dépens de sa partie centrale un 6e faisceau pétalaire p_6 au lieu de donner normalement un faisceau staminal (Fig. 77, IV). Le 6e faisceau pétalaire a donc même origine que les

premiers faisceaux staminaux ; on peut en déduire que le 6e pétale, tout au moins dans ce 2e cas, est une étamine transformée en pétale. D'ailleurs Smith (82) étudiant les fleurs doubles de plusieurs espèces du genre *Ranunculus* conclut que les pétales supplémentaires sont des étamines transformées en pétales.

Au contraire lorsque le 6e pétale est innervé comme dans le 1er cas, nous pensons qu'il s'agit d'un pétale anormal plutôt que d'une étamine transformée en pétale.

Deuxième groupe.

Le deuxième groupe est moins homogène que le premier. Le pédicelle présente une section elliptique (Fig. 78, I). Le nombre des faisceaux caulinaires qui est variable (le plus souvent 3 et 4) ne correspond pas à celui des sépales, comme dans le premier groupe ; d'autre part les faisceaux secondaires sont plus nombreux. Les faisceaux latéraux provenant des divisions des faisceaux caulinaires ne se fusionnent pas toujours deux à deux pour former des faisceaux P de sorte que le nombre de ces derniers ne correspond ni à celui des faisceaux caulinaires ni à celui des pétales. Comme conséquence, beaucoup de faisceaux pétalaires sont fournis directement par les faisceaux provenant des divisions des faisceaux caulinaires.

Les faisceaux sépalaires et pétalaires sont analogues à ceux du groupe précédent.

D'une façon générale la course des faisceaux floraux des espèces du deuxième groupe est beaucoup moins régulière que celle des espèces du premier.

Comme exemples nous étudierons les espèces suivantes : *Ranunculus acris*, *Ranunculus sceleratus*, *Ranunculus Cymbalaria*, *Ranunculus amplexicaulis*.

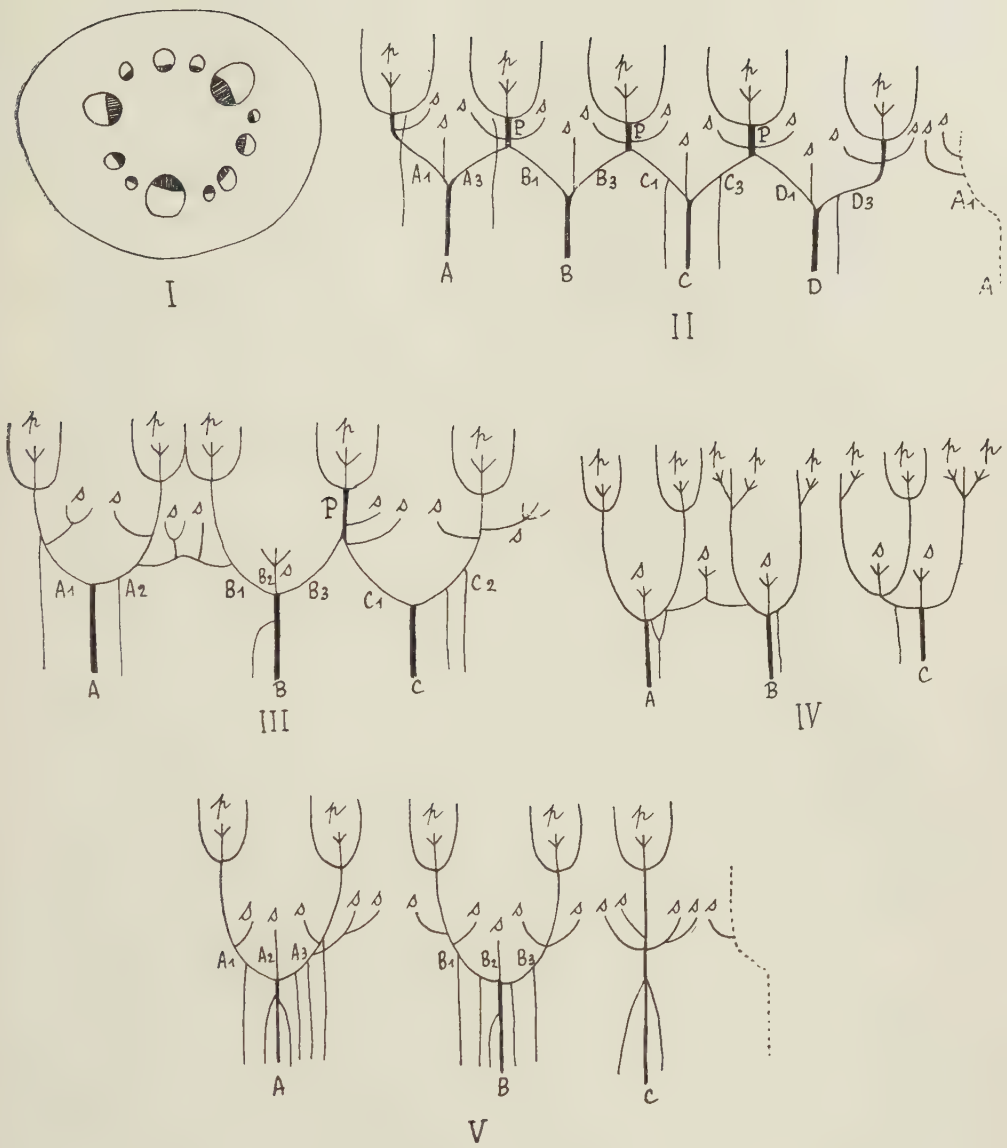


Fig. 78. — Coupe transversale de pédicelle d'une Renoncule du 2e groupe : I. — *Ranunculus acris* L. Course longitudinale des faisceaux floraux : II. — *Ranunculus sceleratus* L. Course longitudinale des faisceaux floraux : III. — *Ranunculus Cymbalaria* Pursh. Course longitudinale des faisceaux floraux : IV. — *Ranunculus amplexicaulis* L. Course longitudinale des faisceaux floraux : V.

s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire.

1° *Ranunculus acris* L.

Le pédicelle renferme 4 faisceaux caulinaires A, B, C, D (Fig. 78, II), qui se divisent comme les faisceaux caulinaires de *R. nemorosus*. On trouve seulement 3 faisceaux P au lieu de 4 : ceci est dû à ce fait que les faisceaux D_3 et A_1 restent libres au lieu de se fusionner pour former un faisceau P. Les 5 sépales sont innervés chacun par 3 faisceaux sépalaires *s* formés suivant le processus habituel sauf les 3 faisceaux sépalaires correspondant à l'un d'eux qui sont fournis latéralement par les faisceaux D_3 et A_1 comme l'indique la Fig. 78, II. Sur les 5 faisceaux pétalaires *p*, 3 sont formés par les parties centrales des faisceaux P, les 2 autres par celles des faisceaux D_3 et A_1.

2° *Ranunculus sceleratus* L.

Le pédicelle ne renferme plus que 3 faisceaux caulinaires A, B, C (Fig. 78, III) ; il n'y a qu'un seul faisceau P formé par la fusion B_3 et C_1, les autres faisceaux latéraux résultant des divisions des faisceaux caulinaires : A_1, A_2, B_1, C_2 restent libres. On peut remarquer que seul le faisceau B se divise en 3 faisceaux, les autres faisceaux caulinaires se divisent en 2 faisceaux.

Comme le montre la Fig. 78, III la nervation des sépales est très hétérogène : on trouve à la fois des sépales innervés par 1, 2 ou 3 faisceaux sépalaires *s*. Nous avons donc, réunis dans cette espèce les différents modes de formation des faisceaux sépalaires. A noter la formation un peu particulière des faisceaux sépalaires donnés latéralement par A_2 et B_1. Les 5 faisceaux pétalaires *p* sont formés par les parties centrales de l'unique faisceau P et des faisceaux A_1, A_2, B_1, C_2.

3° *Ranunculus Cymbalaria* Pursh.

Comme dans l'espèce précédente, le pédicelle renferme 3 faisceaux caulinaires A, B, C. Ces derniers se divisent en

trois faisceaux, mais les faisceaux latéraux résultant de ces divisions ne se fusionnent pas, de sorte que nous ne trouvons aucun faisceau équivalent aux faisceaux P que nous avons vus précédemment.

Tous les sépales sont innervés par un seul faisceau sépalaire *s* à trois branches : la Fig. 78, IV montre la formation de ces faisceaux ainsi que celle des faisceaux pétalaires *p* correspondant aux pétales qui sont assez nombreux (de 8 à 10 en général). La formation de certains faisceaux pétalaires de cette espèce rappelle celle du faisceau pétalaire qui innerve le sixième pétale dans le premier groupe (1er cas).

4° *Ranunculus amplexicaulis* L.

Nous trouvons encore 3 faisceaux caulinaires : A, B, C. Les faisceaux A et B se divisent normalement en trois faisceaux, par contre le faisceau C après avoir fourni latéralement quelques faisceaux sépalaires donne directement un faisceau pétalaire aux dépens de sa partie centrale (Fig. 78, V). Les autres faisceaux pétalaires *p* sont fournis suivant le processus habituel par les faisceaux : A_1, A_3, B_1, B_3. Comme dans l'espèce précédente il n'y a pas de faisceau P.

Les sépales sont innervés par 2 ou 3 faisceaux sépalaires *s*.

Le nombre des faisceaux pédicellaires secondaires est beaucoup plus élevé que chez les espèces précédentes (Fig. 78, V).

D'après l'étude de ces quatre espèces types, la course des faisceaux floraux nous apparaît comme très hétérogène dans le deuxième groupe. Dans ce même groupe nous placerons les espèces suivantes dont les courses des faisceaux floraux se rapprochent plus ou moins de celles de l'un ou l'autre des quatre types précédents : *Ranunculus aconitifolius*, *Ranunculus trilobus*, *Ranunculus parviflorus*, *Ranunculus montanus*, *Ranunculus serbicus*, *Ranunuclus adoneus*, *Ranunculus Gouani*, *Ranunculus parnassifolius*, *Ranunculus Kerneri*,

Ranunculus lanuginosus, *Ranunculus brutius*, *Ranunculus Sprunerianus*.

Troisième groupe.

Les courses des faisceaux floraux des espèces du troisième groupe sont encore plus hétérogènes que celles des espèces du deuxième groupe.

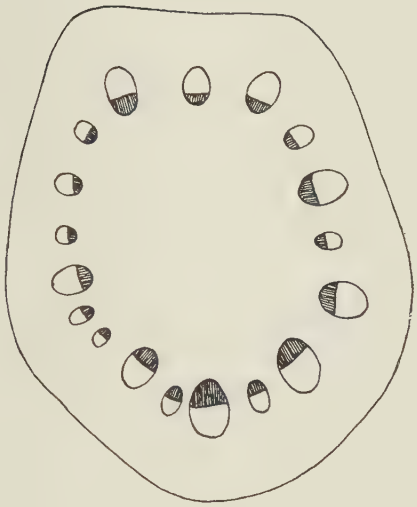
L'étude de l'espèce *Ranunculus anemonaefolius* à ce point de vue va nous permettre d'en indiquer les principales caractéristiques.

Le pédicelle renferme un grand nombre de faisceaux qui sont de tailles très diverses (Fig. 79, I), les faisceaux caulinaires se distinguent assez difficilement des autres faisceaux La Fig. 79, II représente la course des faisceaux floraux de l'espèce en question. Si l'on compare ce schéma à ceux des groupes précédents on remarque surtout la complexité plus grande des transformations des nombreux faisceaux pédicellaires conduisant à la formation des faisceaux des différentes pièces florales et l'absence complète de régularité.

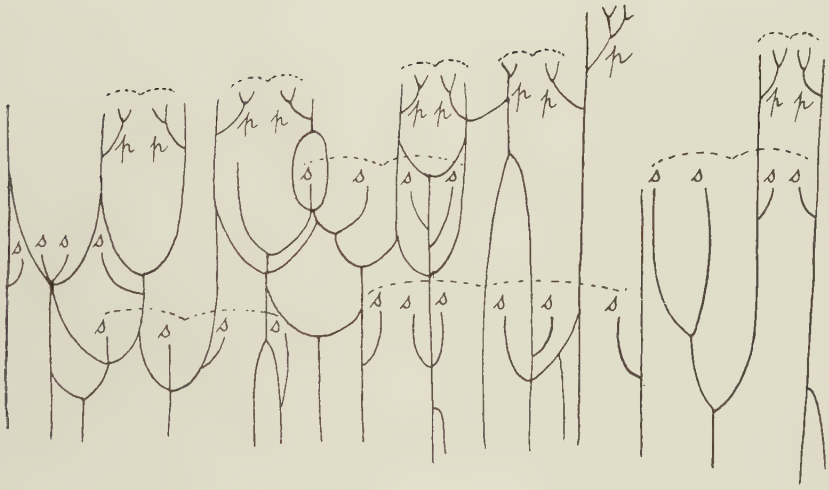
Pour la première fois nous voyons le nombre des faisceaux sépalaires *s* par sépale dépasser le nombre 3 : en effet, la plupart des sépales sont innervés par 4 faisceaux sépalaires, un seul est innervé par 6 faisceaux (les accolades dans la Fig. 79, II réunissent les faisceaux sépalaires se rapportant à un même sépale). Nous ne trouvons aucun faisceau équivalent aux faisceaux P des groupes précédents.

Sur les 6 pétales, 5 sont innervés par deux faisceaux pétalaires *p* qui sont fournis par deux faisceaux distincts de l'axe floral et se divisent chacun en deux branches principales (au lieu de trois habituellement) lesquelles se subdivisent à leur tour ; par contre le 6e pétale est innervé par un seul faisceau pétalaire analogue aux précédents.

Les courses des faisceaux floraux des espèces : *Ranunculus Lingua* L., *Ranunculus gramineus* L., *Ranunculus monspeliacus* L. sont analogues à celle de *R. anemonaefolius*. Les sépales sont innervés par un nombre de faisceaux sépalaires



I



II

Fig. 79. — *Ranunculus anemonaefolius* D. C. Coupe transversale de pédicelle : I ; course longitudinale des faisceaux floraux : II.

s, faisceau sépalaire ; *p*, faisceau pétalaire.

qui varie de 2 à 6 : le nombre 4 est le plus fréquent chez *R. Lingua.*

Les pétales sont innervés par un seul faisceau pétalaire à trois branches principales ; le cas des pétales de *R. anemonaefolius* innervés par deux faisceaux pétalaires est une exception.

Nous terminerons cette étude comparative de la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires dans le genre *Ranunculus* par les deux espèces *Ranunculus velutinus* Tenore et *Ranunculus cassius* Boiss. qui sont très particulières à ce point de vue et méritent une place tout à fait à part.

Nous ferons l'étude détaillée de la course des faisceaux floraux de *R. velutinus* ; celle de *R. cassius* est exactement semblable.

Ranunculus velutinus Tenore.

Le pédicelle renferme des faisceaux assez nombreux et de tailles différentes : A, *a*, B, C, D, E, *b*, F, G, H, I, J. Excepté les faisceaux *a* et *b* qui se soudent aux faisceaux B et F, tous participent directement à la formation des faisceaux des différentes pièces florales, nous pouvons donc les considérer comme des faisceaux caulinaires ; d'autre part les faisceaux *a* et *b* sont équivalents aux faisceaux secondaires des groupes précédents (Fig. 80, I).

Les transformations des faisceaux caulinaires sont assez complexes : Le faisceau B se divise en 3 faisceaux : B_1, B_2, B_3, de même G donne G_1 et G_2. Le faisceau C avec une partie de D constitue le faisceau D'. Les faisceaux E, H, I, A détachent les faisceaux E', H', I', A' (Fig. 80, II). Dans la Fig. 80, III on peut remarquer les changements d'orientation des faisceaux D', E', G_2 H', B_2 : tous ces faisceaux, en effet, exécutent sur eux-mêmes des mouvements de rotation plus ou moins importants, c'est là un caractère tout à fait nouveau que nous n'avons jamais observé à ce niveau chez les autres espèces.

Les faisceaux F et I se divisent en donnant : F_1, F_2, I_1, I_2

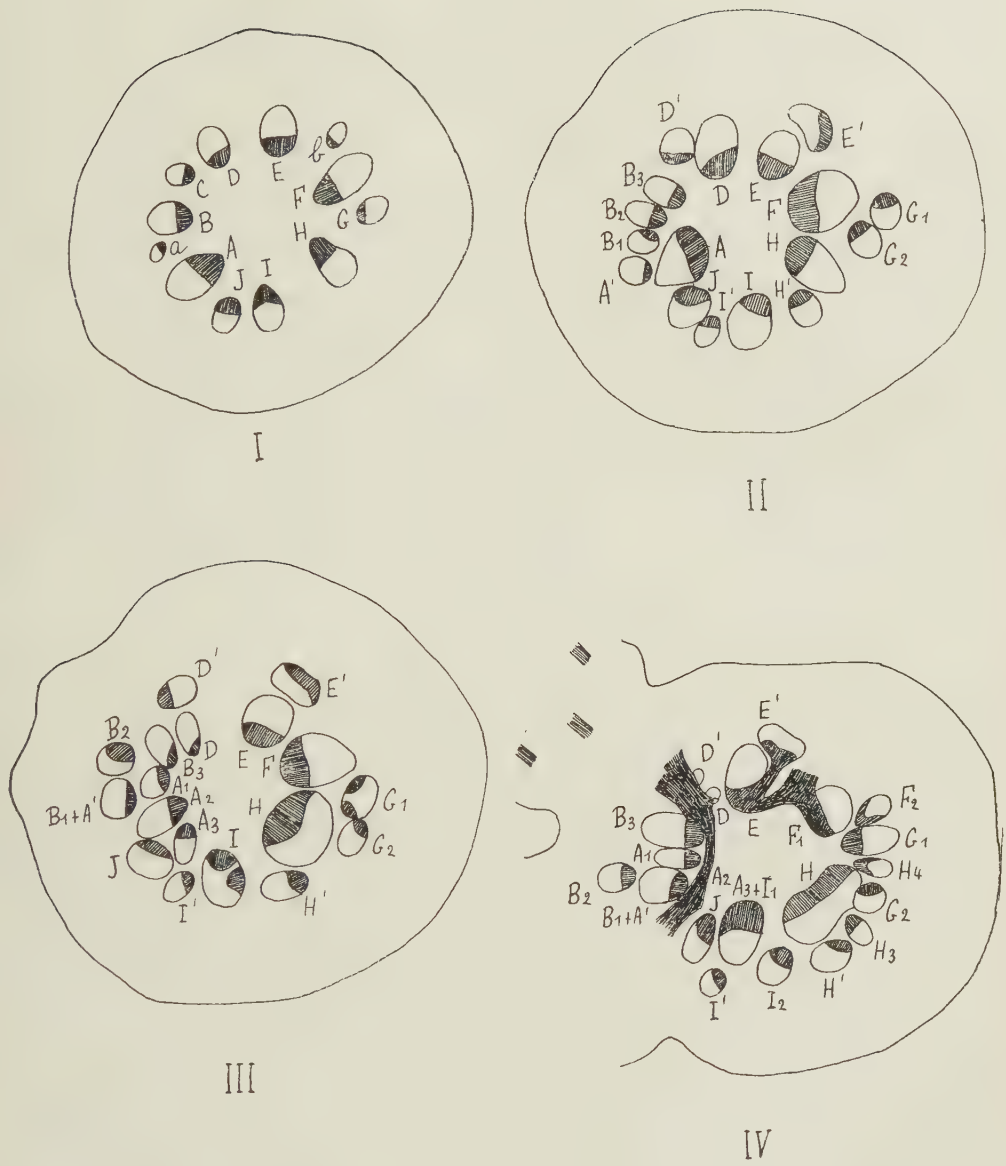


Fig. 80. — *Ranunculus velutinus* Tenore. Coupes transversales de la fleur : I, II, III, pédicelle à différents niveaux ; IV, au niveau des sépales.

(auparavant I détache I' vers la périphérie) puis nous observons les fusions B_1+A' et A_3+I_1 (Fig. 80, IV). Ensuite H détache H_3 et H_4 et se divise en donnant H_1 et H_2 (Fig. 80, IV et Fig. 81, I).

Les Fig. 80, IV et 81, I montrent toute la complexité de la formation des faisceaux sépalaires. Le sépale 1 est innervé par deux faisceaux sépalaires s'_1 et s''_1 qui dérivent d'un seul faisceau constitué par la fusion de D et d'une partie de D' et A_2 (Fig. 80, IV et Pl. IX, Fig. 4).

Le sépale 2 est également innervé par deux faisceaux sépalaires s'_2 et s''_2 qui sont fournis par E' et une partie de E et de F_1. Le sépale 3 est innervé par trois faisceaux sépalaires s'_3, s''_3, s'''_3 qui sont constitués respectivement par les faisceaux F_2, H_4 et H_3 (Fig. 81, I et Pl. IX, Fig. 4).

Le sépale 4 est innervé par deux faisceaux sépalaires s'_4 et s''_4 fournis par H_2+H' et H_1.

Enfin le sépale 5 est innervé comme le sépale 3 par trois faisceaux sépalaires s'_5, s''_5, s'''_5, constitués respectivement par I', une partie de A_2 et B_2 (Fig. 81, I et Pl. IX, Fig. 4).

De même que chez les autres espèces, dans le cas de sépales innervés par deux faisceaux sépalaires, l'un d'eux présente très tôt une branche latérale très importante ce qui rétablit en quelque sorte le nombre de trois faisceaux sépalaires (Fig. 81, I).

Après le départ des faisceaux sépalaires, les faisceaux de l'axe floral ne tardent pas à se fusionner pour constituer 5 gros faisceaux ; les fusions sont les suivantes (Fig. 81, I) :
$D'+D+E$ F_1+G_1 H_2+H_1 $J+A_3+I_1+I_2$
$B_3+A+B_1.A'$

Les 5 faisceaux ainsi obtenus donnent naissance aux faisceaux pétalaires *p* aux dépens de leurs parties centrales comme les faisceaux P des premier et deuxième groupes (Fig. 81, II). Ils sont donc équivalents aux faisceaux P, mais leur formation est à la fois plus complexe et dépourvue de régularité ; nous les avons désignés par les lettres P'_1, P'_2, P'_3, P'_4, P'_5 dans la Fig. 81, I.

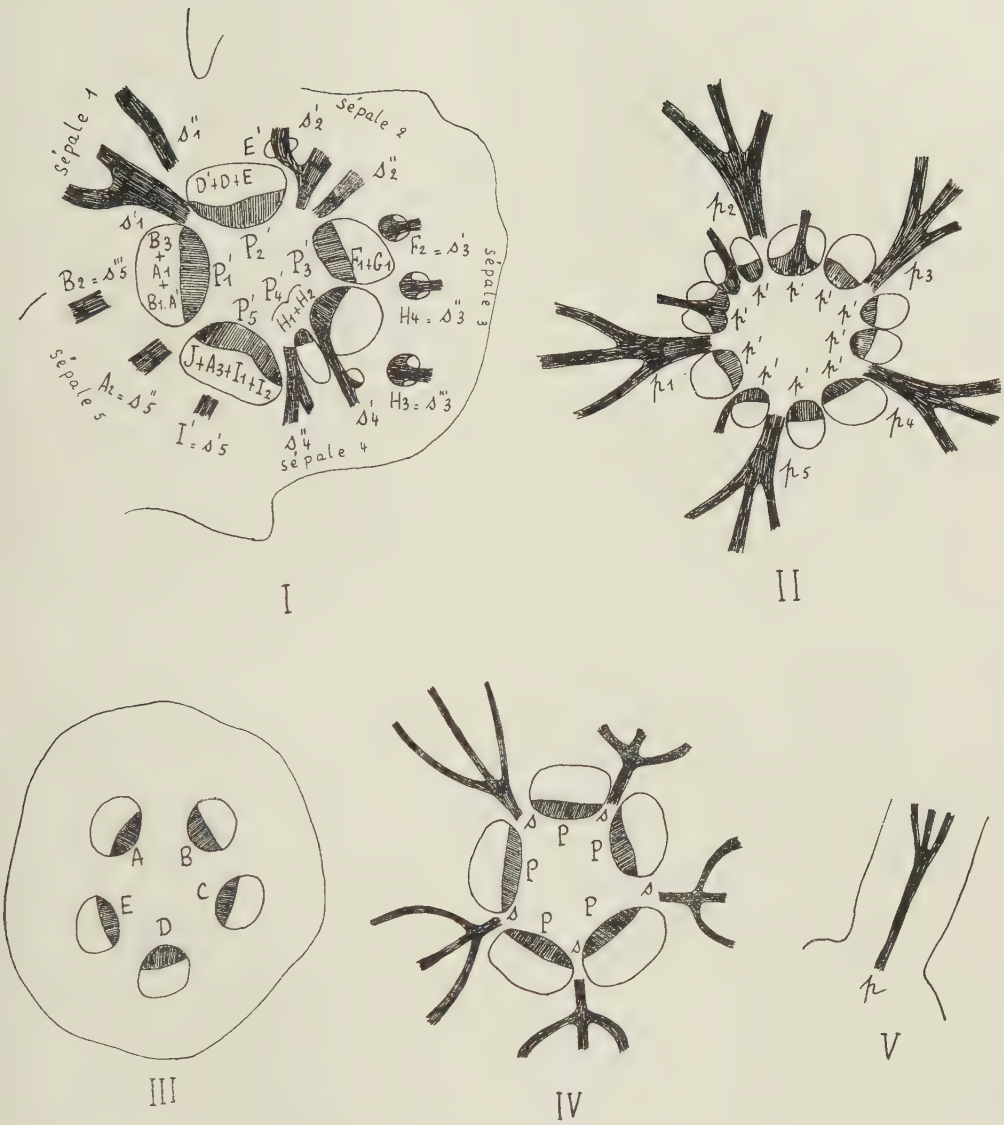


Fig. 81. — *Ranunculus velutinus* Tenore. Coupes transversales de la fleur : I, au niveau des sépales ; II, au niveau des pétales. — *Ceratocephalus falcatous* Pers. Coupes. transversales de la fleur : III, pédicelle ; IV, au niveau des sépales ; V, faisceau pétalaire.

s, *s'*, *s''*, *s'''*, faisceaux sépalaires ; *p*, faisceau pétalaire.

Les faisceaux pétalaires ne présentent aucun caractère particulier (Fig. 81, II).

En somme les sépales et les pétales de *R. velutinus* et *R. cassius* sont innervés très normalement, par contre les transformations complexes et toutes particulières des faisceaux caulinaires sont propres à ces espèces.

A notre connaissance l'étude de la course des faisceaux floraux de ces deux espèces n'a jamais été faite par aucun auteur.

A la suite de cette étude comparative des faisceaux sépalaires et pétalaires chez différentes espèces du genre *Ranunculus*, nous examinerons brièvement les résultats obtenus par Smith (82-83) et Kumazawa (49) qui ont étudié la course des faisceaux floraux de plusieurs espèces de Renoncules.

Smith (82-83) a étudié la course des faisceaux des fleurs normales de *Ranunculus hispidus* Michx., *Ranunculus septentrionalis* Poir., *Ranunculus abortivus* L. en 1926, et celle des fleurs doubles des mêmes espèces en 1928. D'après cet auteur les sépales sont innervés chacun par 3 faisceaux provenant respectivement de faisceaux distincts de l'axe floral, d'autre part les pétales sont innervés par un seul faisceau à trois branches. Ces résultats sont analogues à ceux que nous avons obtenus dans notre étude de *R. nemorosus* et des espèces voisines en exceptant toutefois la question des sépales innervés par 2 faisceaux.

D'après Smith également les pétales des Renoncules peuvent être considérés : soit comme des sépales dont les 3 faisceaux se seraient fusionnés en un seul, soit comme des sépales chez lesquels les deux faisceaux sépalaires latéraux seraient disparus. Or dans notre étude de l'espèce *R. lomatocarpus* où les sépales sont innervés comme les pétales par un faisceau à trois branches, nous avons émis l'hypothèse que la nervation des sépales de cette espèce dériverait de celle des sépales de *R. nemorosus* par suite de la disparition des faisceaux sépalaires latéraux (le cas des

sépales innervés par 2 faisceaux constituerait alors un stade intermédiaire entre ces deux types de nervation). Les sépales innervés par 3 faisceaux constitueraient un type de nervation plus ancien que les sépales innervés par un seul faisceau : c'est d'ailleurs la conclusion que Smith tire de son étude de la nervation des sépales des genres *Ranunculus*, *Caltha*, *Hepatica*.

Si nous étendons maintenant aux pétales notre hypothèse se rapportant aux différents types de nervation des sépales, nous sommes amenés à appuyer la seconde hypothèse de Smith à savoir que les pétales peuvent être considérés comme des sépales chez lesquels les faisceaux latéraux auraient disparu.

Kumazawa (49) en 1930 a étudié la course des faisceaux floraux des espèces suivantes : *Ranunculus Vernyi* Franch. et Sav. var. *japonicus* Nakai, *Ranunculus chinensis* Bunge, *Ranunculus acris* L. var. Steveni Regel, *Ranunculus sceleratus* L., *Ranunculus japonicus* Thunb., *Ranunculus aquatilis* L. var. *flaccidus* Maxim., *Ranunculus nipponicus* Nakai. Selon cet auteur les sépales des espèces précédentes sont innervés par 3 faisceaux provenant de trois points différents de l'axe floral, toutefois quelques-uns d'entre eux peuvent être innervés par un seul faisceau à trois branches comme les pétales.

Ces résultats sont conformes aux nôtres en ce qui concerne les espèces *R. acris* et *R. sceleratus* que nous avons étudiées sauf que Kumazawa ne mentionne pas de sépales innervés par deux faisceaux.

Dans le cas de sépales et de pétales innervés suivant le même processus par un seul faisceau à trois branches, le même auteur indique la particularité suivante qui permet de distinguer le faisceau sépalaire du faisceau pétalaire : le faisceau sépalaire unique se divise en trois branches très tôt dans l'axe floral, le faisceau pétalaire au contraire se divise en trois branches beaucoup plus tard à la périphérie de l'axe floral. D'après nos observations, portant en par-

ticulier sur l'espèce *R. lomatocarpus*, il semble en effet que, dans certains cas tout au moins, le faisceau sépalaire se divise plus tôt que le faisceau pétalaire, cependant il arrive non moins souvent que les faisceaux en question ne se différencient par aucun caractère. D'ailleurs Kumazawa cite le cas des espèces *Ranunculus Kawakamii* Makino, *Ranunculus flagellifolius* Nakai, *Ranunculus yatsugatakensis* Honda et Kumazawa, où les faisceaux sépalaires et pétalaires sont exactement semblables.

En somme nos résultats sont analogues à ceux obtenus par Smith et Kumazawa avec cette restriction que ces auteurs n'indiquent aucun cas où les sépales soient innervés par deux faisceaux ou plus de trois faisceaux.

Deuxième partie.

Nous étudierons dans cette deuxième partie les variations de la nervation des carpelles, ces variations intéressent seulement les faisceaux *m'* et *l'*, les carpelles de toutes les espèces que nous avons étudiées présentent toujours les deux faisceaux carpellaires principaux *M* et *L*. Nous distinguerons à ce sujet les 3 cas suivants :

1er cas. — Les faisceaux *m'* et *l'* sont exactement semblables à ceux de *R. nemorosus* chez les espèces suivantes : *R. nemorosus* var. *polyanthemoides*, *R. parviflorus*, *R. castellanus*, *R. arvensis*, *R. trilobus*, *R. serbicus*, *R. adoneus*.

Chez *R. lomatocarpus* les faisceaux *m'* et *l'* ne se soudent pas et se terminent librement dans le style ou se soudent avec le faisceau *M*.

2e cas. — Les faisceaux *m'* font défaut, par contre les faisceaux *l'* sont normalement développés, ces derniers faisceaux peuvent se terminer librement dans le style ou bien se fusionner ; le faisceau qui résulte de cette fusion peut soit se terminer librement soit se fusionner avec le faisceau *M*. Les espèces répondant à cette particularité sont

les suivantes : *R. bulbosus*, *R. alpestris*, *R. Kerneri*, *R. montanus*, *R. repens*, *R. Villarsii*, *R. acris*, *R. velutinus*, *R. cassius*, *R. brutius*, *R. anemonaefolius*, *R. Sprunerianus*, *R. nodiflorus*, *R. monspeliacus*.

Les faisceaux *l'* sont très réduits chez : *R. Lingua*, *R. gramineus*, *R. lanuginosus*, *R. amplexicaulis*, *R. aconitifolius*.

3e cas. — C'est le cas le plus simple, les faisceaux *m'* et *l'* ont complètement disparu, le carpelle renferme uniquement les faisceaux *M* et *L* ; c'est ce qui se produit chez *R. Flammula*, *R. sceleratus*, *R. Cymbalaria*, *R. trichophyllus*.

Nous examinerons maintenant les résultats obtenus par les auteurs ayant étudié la nervation des carpelles dans le genre *Ranunculus*.

D'après Smith qui a étudié principalement la nervation du carpelle de *R. hispidus*, le carpelle est innervé par un seul faisceau qui se divise en deux : l'un des faisceaux résultant de cette division passe dans le style (ce faisceau appelé par Smith faisceau dorsal est le même que notre faisceau médian *M*), l'autre faisceau ou faisceau ventral (équivalent de notre faisceau prélatéral *L*) se divise en trois faisceaux : le médian de ces trois derniers faisceaux innerve l'ovule, les latéraux se dirigent vers le faisceau dorsal. Le médian des trois faisceaux en question correspond au prolongement dans l'ovule de notre faisceau prélatéral, de même les faisceaux latéraux de cet auteur sont les mêmes que nos faisceaux *l'* ; ajoutons que ces derniers faisceaux n'ont rien à voir avec ceux que nous avons désignés sous ce nom dans le genre *Adonis* ainsi que dans la tribu des Helléborées.

Les résultats obtenus par Smith sont donc analogues à ceux que nous avons exposés dans notre étude de la nervation des carpelles des espèces classées dans le 2e cas, sauf cependant en ce qui concenre la formation des faisceaux latéraux (faisceaux *l'*). En effet le faisceau *L* qui innerve l'ovule nous paraît plus important que les deux faisceaux *l'* ; nous pensons donc que ces derniers faisceaux

doivent être considérés comme des faisceaux d'importance secondaire émis latéralement par *L* plutôt que comme des faisceaux résultant d'une division du faisceau *L* en trois faisceaux sensiblement égaux. D'ailleurs cette manière de voir nous semble corroborée par la nervation des carpelles des espèces du 3e cas, chez lesquelles les faisceaux *l'* n'existent pas ; le faisceau *L* est alors le seul à subsister.

Kumazawa, en 1930, étudie la nervation des carpelles de plusieurs espèces de Renoncules. D'après cet auteur chez *R. Vernyi* les carpelles sont innervés par un seul faisceau qui se divise ensuite en 6 faisceaux, à savoir : un faisceau qui se rend dans l'ovule, un faisceau médian (le même que notre faisceau médian *M*) et 4 faisceaux latéraux (équivalents de nos faisceaux *m'*, *m'*, *l'*, *l'*). Le faisceau médian et les 4 faisceaux latéraux se fusionnent en un seul faisceau à la base du style. Ces différents faisceaux sont donc les mêmes que ceux des carpelles de *R. nemorosus*, par contre ils sont formés différemment car chez cette dernière espèce de même que dans toutes celles des 1er et 2e cas, le faisceau qui innerve le carpelle se divise toujours en deux faisceaux qui donnent ensuite les 4 faisceaux *m'*, *m'*, *l'*, *l'*. Nos résultats sont d'ailleurs semblables à ceux de Smith sur ce point. Il s'agit peut-être d'un cas particulier, quoi qu'il en soit nous n'en avons jamais rencontré de semblable chez les espèces que nous avons étudiées.

Kumazawa note ensuite que chez plusieurs espèces deux faisceaux latéraux font défaut (les équivalents de nos faisceaux *m'*) : c'est ce qu'a constaté Smith chez *R. hispidus*, *R. septentrionalis* et *R. abortivus*, d'autre part c'est également ce que nous avons observé chez les espèces que nous avons classées dans le 2e cas.

D'après le même auteur chez *R. nipponicus* on ne trouve en dehors du faisceau médian et de celui qui se rend dans l'ovule qu'un seul faisceau latéral tandis que chez *R. aquatilis* le faisceau *M* disparaissant on n'observe plus qu'un faisceau latéral avec le faisceau de l'ovule.

Nous n'avons trouvé aucun cas analogue à ceux présentés par ces deux dernières espèces. Cette question prête d'ailleurs à controverse, car Kumazawa cite comme exemple analogue à *R. nipponicus* l'espèce *R. divaricatus* Schrk. étudiée par Lonay : en effet d'après ce dernier auteur les carpelles de *R. divaricatus* comportent deux faisceaux et non trois ; à savoir, un faisceau qui se rend dans l'ovule et un deuxième qui innerve le style. Les carpelles de cette dernière espèce seraient donc innervés exactement comme ceux des espèces que nous avons classées dans le 3e cas.

Bien avant Smith et Kumazawa, Lonay (57) en 1901 avait étudié la nervation des carpelles de plusieurs espèces de Renoncules. Ce même auteur note, dans les carpelles de *R. arvensis*, 6 faisceaux : 3 vers la suture dorsale du carpelle et 3 vers la suture ventrale. Parmi ces 6 faisceaux il distingue : un faisceau qui se rend dans l'ovule, un faisceau médian qui innerve le style, puis deux faisceaux latéraux et deux faisceaux intermédiaires (ces quatre derniers faisceaux sont équivalents à nos faisceaux *m'* et *l'*). Le même nombre de faisceaux se retrouve chez *R. nemorosus* et *R. Steveni* Andrz. Compte tenu de *R. Steveni* que nous n'avons pas étudiée, ces résultats sont analogues aux nôtres ; nous remarquerons toutefois que Lonay n'indique pas avec précision le processus de formation de ces différents faisceaux à partir du faisceau qui pénètre dans le carpelle.

Conclusion.

La course des faisceaux floraux du genre *Ranunculus* se différencie de celles des genres de la tribu des Anémonées par les caractères suivants :

1° La formation des faisceaux carpellaires qui est précédée d'une concentration des faisceaux de l'axe floral en quelques gros faisceaux.

2° La disposition particulière du faisceau *L* qui pénètre

directement dans l'ovule, sans décrire de coude comme dans la tribu précédente, disposition qui est en relation avec le redressement de l'ovule.

3° L'importance plus considérable dans la majorité des cas des faisceaux carpellaires secondaires *m'* et *l'* fournis latéralement par les faisceaux médian et prélatéral.

Genre *Ceratocephalus* Moench.

Espèce étudiée : *Ceratocephalus falcatous* Pers.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

L'espèce linnéenne *Ranunculus falcatous* a été considérée comme un genre distinct par Moench ; le nom d'espèce étant *Ceratocephalus falcatous*. Elle figure sous cette dernière dénomination dans les classifications de De Candolle et Bonnier. Par contre elle est classée dans le genre *Ranunculus* par Baillon, Bentham et Hooker, Engler et Prantl.

Ce genre est très voisin du genre *Ranunculus*, il ne s'en distingue que par la forme de son axe floral, ses étamines moins nombreuses et ses carpelles qui présentent des saillies latérales. Chaque carpelle renferme comme chez les Renoncules un ovule légèrement ascendant.

Course des faisceaux floraux.

Le pédicelle renferme uniquement 5 faisceaux caulinaires A, B, C, D, E (Fig. 81, III) qui se divisent chacun en trois faisceaux : un faisceau central et 2 faisceaux latéraux. Les 5 faisceaux centraux résultant de ces divisions constituent les 5 faisceaux sépalaires *s* : chacun des 5 sépales est en effet innervé par un seul faisceau sépalaire qui se divise en 3 branches principales (Fig. 81, IV). La nervation des sépales est donc analogue à celle que nous avons vue chez *R. lomatocarpus*.

Les faisceaux latéraux résultant des divisions des faisceaux caulinaires se fusionnent pour former 5 faisceaux P

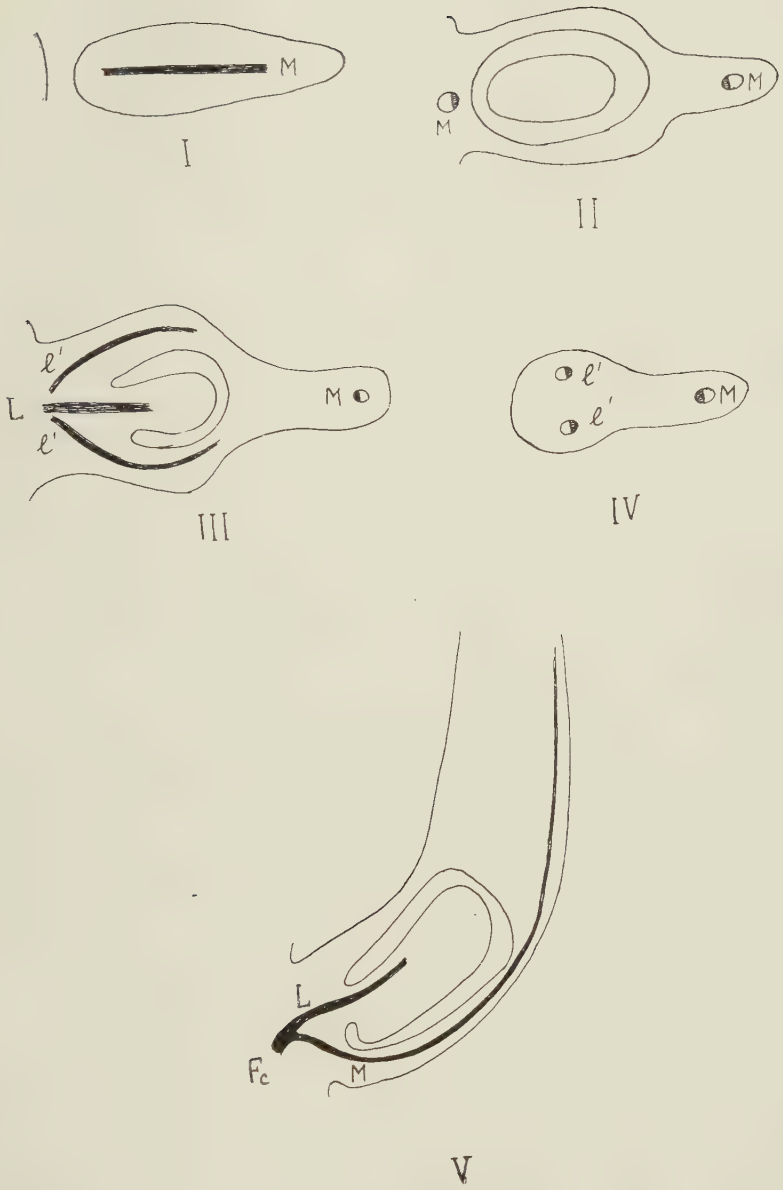


Fig. 82. — *Ceratocephalus falcatous* Pers. Coupes transversales de carpelle à différents niveaux : I, II, III, IV ; coupe longitudinale de carpelle : V.

Fc, faisceau carpellaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

équivalents à ceux des Renoncules. Les faisceaux pétalaires *p* formés aux dépens des parties centrales des faisceaux P se divisent assez tardivement en trois branches principales (Fig. 81, V).

Les formations des faisceaux staminaux et carpellaires sont analogues aux formations similaires du genre *Ranunculus*.

Chaque carpelle est innervé par un seul faisceau carpellaire qui se divise en deux faisceaux : un faisceau *L* qui innerve l'ovule et un faisceau *M* qui se dirige vers le style ; le faisceau *L* donne latéralement deux faisceaux *l'* qui se terminent librement dans le style (Fig. 82, I, II, III, IV, V). Lonay indique exactement les mêmes faisceaux. Les carpelles de *C. falcatous* sont donc innervés comme ceux des Renoncules du 2e cas.

Nous n'avons pas représenté les faisceaux *l'* dans la Fig. 82, V.

Conclusion.

La course des faisceaux floraux de l'espèce *Ceratocephalus falcatous* ne diffère en rien de celles des espèces du genre *Ranunculus*, aussi nous pensons que cette étude apporte un argument en faveur du classement de cette espèce dans le genre *Ranunculus*.

Genre *Ficaria* Dill.

Espèce étudiée : *Ficaria ranunculoides* Moench.
Origine : Bois de Vincennes.

L'espèce linnéenne *Ranunculus Ficaria* a été considérée comme un genre distinct par Dillen ; le nom d'espèce étant : *Ficaria ranunculoides*. Elle figure sous cette dénomination dans les classifications de De Candolle et de Bonnier. Par contre elle est classée dans le genre *Ranunculus* par Baillon, Bentham et Hooker, Engler et Prantl.

Le calice se compose de 3 sépales au lieu de 5 chez les Renoncules, le nombre des pétales est de 8 en général, mais il n'est pas rare d'en trouver un nombre plus élevé. Les étamines sont assez nombreuses. Chaque carpelle renferme un ovule dont l'insertion est un peu particulière. En effet, comme l'indique Lonay, si l'ovule de la Ficaire est dressé comme celui des Renoncules, il est inséré latéralement sur la suture ventrale du carpelle et de plus sa base d'insertion est assez étendue, le raphé est en quelque sorte concrescent avec l'ovaire.

Course des faisceaux floraux.

Le pédicelle présente une section de forme étoilée comme chez les Renoncules du 1er groupe, mais au lieu de 5 faisceaux caulinaires nous n'en trouvons que 3 : A, B, C (Fig. 83, I). Les faisceaux caulinaires sont accompagnés de quelques petits faisceaux : *a*, *b*, *c*. Les faisceaux *a* et *b* correspondant à des côtes du pédicelle peuvent être considérés comme des faisceaux caulinaires en régression, le faisceau *c* serait alors seul équivalent aux faisceaux pédicellaires secondaires que nous avons vus chez *R. nemorosus*. D'ailleurs en pratiquant des coupes transversales un peu plus bas dans le pédicelle il n'est pas rare de trouver 5 faisceaux caulinaires également développés, la régression de deux d'entre eux se produit plus ou moins rapidement (Fig. 83, II). La diminution du nombre des sépales paraît donc en relation avec la réduction de certains faisceaux caulinaires.

Lorsqu'on se rapproche des faisceaux sépalaires le pédicelle affecte une forme triangulaire (Fig. 83, III). La Fig. 83, IV représente schématiquement la nervation des sépales et des pétales chez un exemplaire comportant 3 sépales et 8 pétales. Chaque sépale est innervé par 3 faisceaux sépalaires, celui du centre *s* est constitué directement par la partie centrale du faisceau caulinaire correspondant, les 2 autres *s'* sont fournis par les faisceaux latéraux résultant

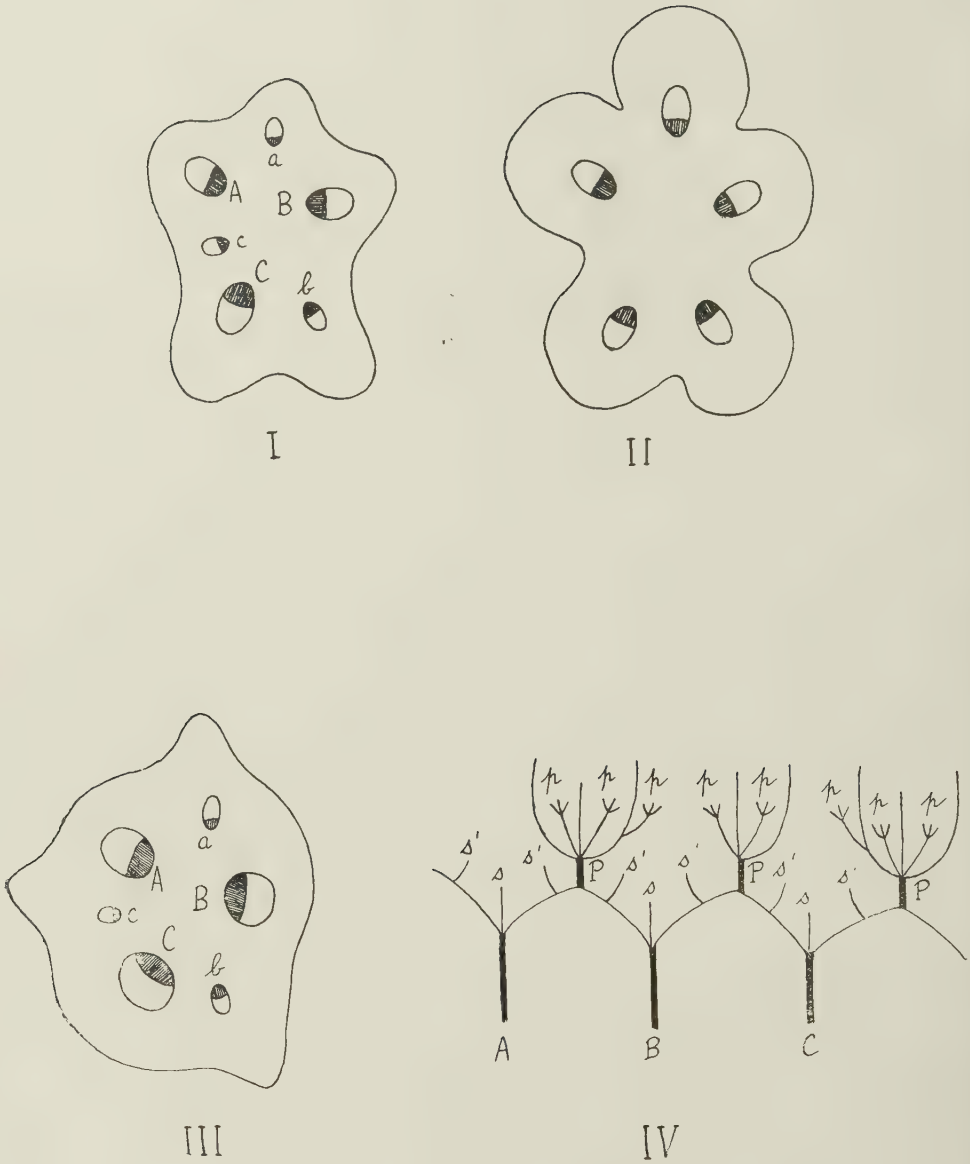


Fig. 83. — *Ficaria ranunculoides* Moench. Coupes transversales de pédicelle : I, II, III ; course longitudinale des faisceaux floraux : IV.

s, *s'*, faisceaux sépalaires ; *p*, faisceau pétalaire.

de la division du faisceau caulinaire et non par les faisceaux P comme chez *R. nemorosus*. On trouve en effet 3 faisceaux P résultant de la fusion des faisceaux latéraux donnés par les 3 faisceaux caulinaires, c'est-à-dire équivalents aux faisceaux similaires des Renoncules des 1er et 2e groupe. Mais l'existence de ces 3 faisceaux P est très fugace : à peine formés ils se désagrègent en donnant d'une part les 8 faisceaux pétalaires correspondant aux 8 pétales et d'autre part des faisceaux qui continuent leur course.

Les faisceaux pétalaires et staminaux sont analogues à ceux des Renoncules. Comme chez les Renoncules également, les faisceaux de l'axe floral au-dessus du niveau des dernières étamines se concentrent de façon à former quelques gros faisceaux dont dérivent les faisceaux carpellaires.

Le faisceau carpellaire *Fc* se divise dans le carpelle en deux faisceaux : un faisceau médian *M* et un faisceau prélatéral *L*. Le faisceau médian innerve le style où il disparaît dans une masse de sclérenchyme. Le faisceau prélatéral innerve l'ovule et donne latéralement deux petits faisceaux *l'* que nous avons trouvés moins développés que ne l'indique Lonay (Fig. 84, I, II, III, IV). Etant donné la disposition particulière de l'ovule le faisceau *L* se dirige tout d'abord verticalement comme chez les Anémonées, mais il ne faut pas voir dans cette analogie une disposition intermédiaire entre les deux types de nervation des carpelles dans les deux tribus, puisqu'elle est due comme nous l'avons expliqué plus haut à la concrescence du raphé avec la paroi ovarienne.

Conclusion.

La course des faisceaux floraux de *Ficaria ranunculoides* nous apparaît comme très voisine de celle du genre *Ranunculus* en général, dont elle est en quelque sorte un cas particulier ou anormal, en conséquence, nous pensons que son étude milite en faveur du classement de cette espèce dans le genre *Ranunculus*.

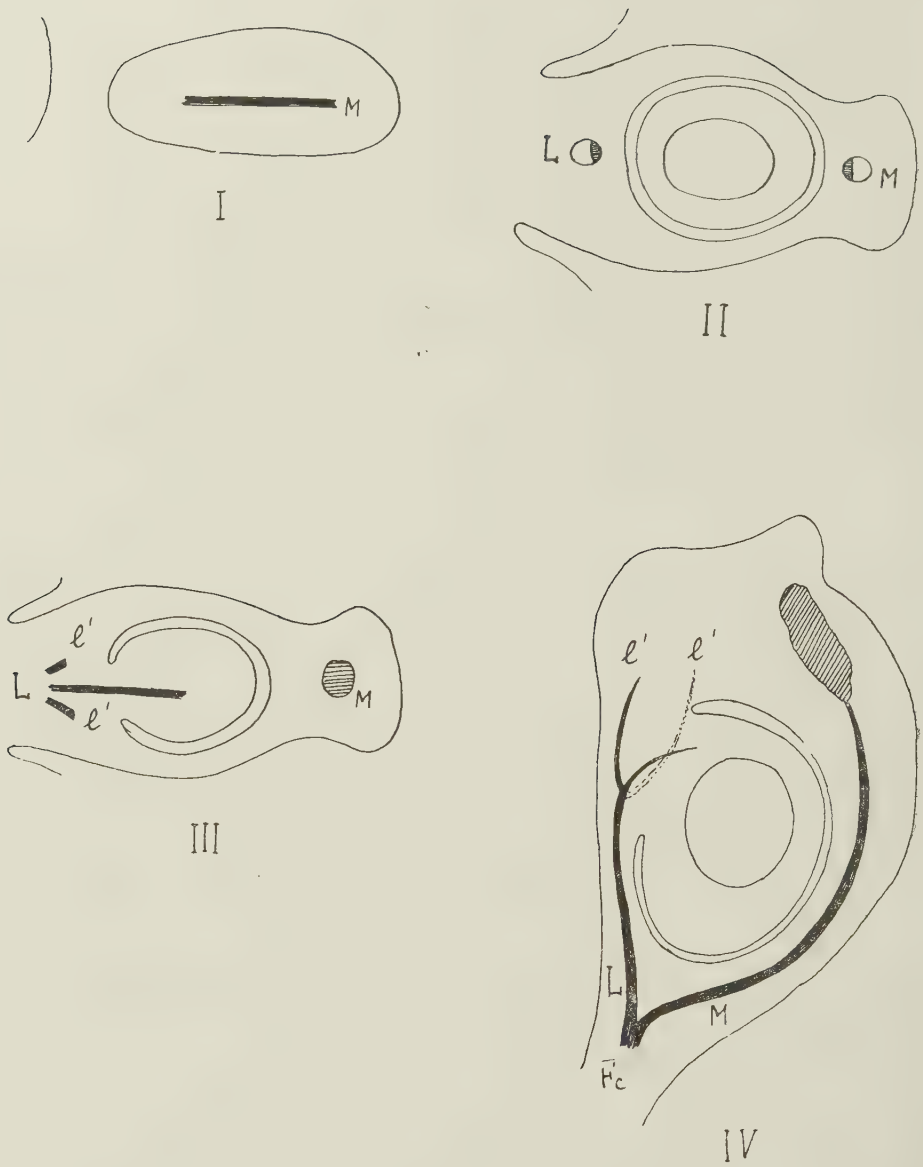


Fig. 84. — *Ficaria ranuncoloides* Moench. Coupes transversales de carpelle à différents niveaux : I, II, III ; Coupe longitudinale de carpelle : IV.

Fc, faisceau carpellaire ; *L*, faisceau carpellaire prélatéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

La tribu des Renonculées et les théories appendiculaire et axile.

Nous avons vu plus haut que les faisceaux de l'axe floral se concentraient ou se fusionnaient au-dessus du niveau des dernières étamines de façon à former un nombre restreint de gros faisceaux. Cette concentration des faisceaux, qui n'existe pas chez les Anémonées, est toute différente de celles plus ou moins similaires que nous avons observées chez plusieurs genres de la tribu des Helléborées. Chez cette dernière tribu en effet les faisceaux de l'axe floral se fusionnent de façon à former un anneau libéro-ligneux presque continu qui, en se désagrégeant ensuite, donne les différents faisceaux carpellaires ; ce qui amène l'extinction précoce de l'axe floral. Chez les Renonculées au contraire, l'axe se poursuit beaucoup plus haut, car les faisceaux résultant de la concentration dont nous venons de parler conservent leur orientation et leur disposition normales. De plus ils donnent naissance aux faisceaux carpellaires suivant des processus analogues aux processus de formation des faisceaux des autres pièces florales. Donc de même que chez les Anémonées du deuxième groupe, les faisceaux carpellaires ne sont pas constitués directement par les faisceaux de l'axe floral. Nous en concluons que les carpelles des Renonculées sont également de nature appendiculaire.

TRIBU DES RENONCULÉES

Résumé.

On distingue deux types de pédicelles assez nets chez les Renonculées et en particulier dans le genre *Ranunculus*. Dans le premier type, le pédicelle qui présente une section de forme étoilée renferme deux sortes de faisceaux : les plus gros ou faisceaux caulinaires au nombre de cinq fournissent

par leurs transformations successives les faisceaux qui se rendent dans les différentes pièces florales, quant aux autres faisceaux de plus petite taille ou faisceaux secondaires, ils sont en nombre variable et se fusionnent plus ou moins rapidement avec les précédents. Ce 1er type de pédicelle se rencontre chez les espèces de Renoncules que nous avons classées dans le 1er groupe. Le nombre des faisceaux caulinaires, dont les transformations sont régulières, correspond chez ces espèces à celui des sépales.

Dans le deuxième type, le pédicelle présente en général une section de forme elliptique. Les faisceaux pédicellaires peuvent être de deux sortes comme dans le cas précédent (le nombre des faisceaux caulinaires qui, dans ce cas, est toujours inférieur à 5 ne correspond plus au nombre des sépales) ou bien de tailles très variables. Ce deuxième type de pédicelle caractérise les espèces que nous avons classées dans les 2e et 3e groupes.

Les transformations des faisceaux pédicellaires qui aboutissent à la formation des faisceaux sépalaires et pétalaires se font alors sans aucun ordre.

La nervation des sépales est très hétérogène : le nombre des faisceaux sépalaires varie de 1 à 6 ; le plus souvent on trouve pour chaque sépale 1 ou 3 faisceaux sépalaires. Dans le cas des sépales innervés par un seul faisceau sépalaire, celui-ci se divise très tôt en trois branches principales ce qui nous ramène en quelque sorte au cas de 3 faisceaux sépalaires.

Les pétales sont presque toujours innervés par un seul faisceau pétalaire qui se divise en trois branches principales, leur nervation est donc analogue à celle des sépales à un seul faisceau.

L'espèce *R. anemonaefolius* où les pétales sont innervés par deux faisceaux pétalaires constitue une exception.

Les étamines sont innervées par un seul faisceau staminal qui reste indivis ; les faisceaux staminaux sont formés suivant les mêmes processus que dans les tribus précédentes.

Au-dessus du niveau des dernières étamines les faisceaux de l'axe floral se concentrent en quelques gros faisceaux qui fournissent les faisceaux carpellaires, suivant des processus analogues aux deux processus de formation des faisceaux staminaux. Cette fusion ou concentration des faisceaux de l'axe floral n'existe pas chez les Anémonées, d'autre part elle est toute différente de celle que l'on observe au même niveau chez plusieurs genres de la tribu des Helléborées.

De même que chez les Anémonées, le faisceau carpellaire se divise en deux faisceaux : un faisceau médian qui innerve le style et un faisceau prélatéral qui innerve l'ovule. Mais comme chez les Renonculées l'ovule redressé est horizontal ou légèrement ascendant le faisceau prélatéral y pénètre directement sans décrire de coude ainsi que cela se produit chez les Anémonées. On n'observe jamais chez les Renonculées la division du faisceau prélatéral en deux faisceaux latéraux comme dans le genre *Adonis* de la tribu des Anémonées. Très souvent les faisceaux médian et prélatéral fournissent latéralement des faisceaux carpellaires secondaires qui se dirigent vers le style. Nous avons déjà observé des faisceaux analogues chez les Anémonées, mais plus rarement ; ils sont d'ailleurs beaucoup plus importants chez les Renonculées et comme ils sont formés très tôt, la division du faisceau carpellaire en deux faisceaux prélatéral et médian est parfois assez difficile à observer. Les carpelles des Renonculées sont de nature appendiculaire comme ceux des Anémonées.

Au point de vue de la course des faisceaux floraux la tribu des Renonculées est assez proche de celle des Anémonées : elle s'en distingue surtout par les transformations des faisceaux de l'axe floral qui précèdent la formation des faisceaux carpellaires, par l'ovule redressé ce qui modifie la course du faisceau prélatéral ou ovulaire, et enfin par la plus grande importance dans la plupart des cas des faisceaux carpellaires secondaires.

La course des faisceaux floraux du genre *Ceratocephalus*

ne se distingue en rien de celle du genre *Ranunculus* en général. Le genre *Ficaria* se différencie du genre *Ranunculus* par la réduction du nombre des sépales en relation avec la régression de certains faisceaux caulinaires, et par l'insertion spéciale de l'ovule ce qui modifie de nouveau la course du faisceau ovulaire. Néanmoins dans l'ensemble, les courses des faisceaux floraux des deux genres sont bien du même type.

En conséquence, nous pensons donc que les genres *Ceratocephalus* et *Ficaria* doivent être fusionnés avec le genre *Ranunculus*.

Chapitre IV.

TRIBU DES PAEONIÉES

Suivant les auteurs cette tribu comporte des genres différents ; voici leur répartition d'après quelques auteurs que nous avons déjà cités :

Actaea, *Cimicifuga Paeonia* De Candolle,
Paeonia Bentham et Hooker,
Paeonia, *Crossosoma* Baillon,
Glaucidium, *Hydrastis*, *Paeonia* Engler et Prantl,
Actaea, *Cimifuga*, *Paeonia*, *Botrophis* Bonnier.

Nous avons fait plus haut l'étude de la course des faisceaux floraux du genre *Actaea* et nous avons conclu que ce genre devait être classé dans la tribu des Helléborées.

Nous étudierons seulement dans la tribu des Paeoniées quelques espèces du genre *Paeonia*. A notre connaissance l'étude détaillée de la course de tous les faisceaux floraux dans le genre *Paeonia* n'a encore été faite par aucun auteur ; le travail de Lonay (57) intéresse uniquement les faisceaux carpellaires dont il n'indique pas la formation.

Genre *Paeonia* L.

Espèces étudiées : *Paeonia Delavayi* Franch, *Paeonia obovata* Maxim., *Paeonia paradoxa* Anders., *Paeonia officinalis* Retz.

Origine : Jardin botanique du Muséum.

Chez tous les genres que nous avons étudiés jusqu'ici dans les tribus précédentes nous avons observé un réceptacle floral convexe ; chez les Pivoines au contraire le réceptacle floral devient légèrement concave et forme une coupe réceptaculaire. Le fond de cette coupe supporte les carpelles, tandis que les autres pièces florales sont insérées tout autour sur les bords. Le nombre des sépales et des pétales est assez variable : le plus souvent on trouve 5 sépales et de 5 à 10 pétales. Les étamines sont très nombreuses. Les carpelles libres et en nombre variable sont entourés à la base par un organe assez particulier : sorte de disque charnu plus ou moins développé suivant les espèces. Nous désignerons ce dernier organe sous le nom de disque au cours de notre exposé. Chaque carpelle est composé d'un ovaire uniloculaire qui renferme deux rangées verticales d'ovules anatropes à peu près horizontaux.

Course des faisceaux floraux.

Paeonia Delavayi Franch.

Une coupe transversale de pédicelle montre 5 gros faisceaux A, C, E, G, I qui alternent avec 5 faisceaux un peu moins importants : B, D, F, H, J (Fig. 85, I). Les sépales sont innervés par un nombre variable de faisceaux sépalaires, le plus souvent 3. Les faisceaux sépalaires ont une double origine : 1° les uns sont constitués par les faisceaux B, D, F, H, J qui gagnent la périphérie de l'axe floral sans subir de division (Fig. 85, II et III) ; 2° les autres proviennent des divisions des faisceaux A, C, E, G, I. Ces derniers en effet se divisent le plus souvent en trois faisceaux : un certain nombre des faisceaux qui résultent de ces divisions innerve les sépales et les pétales, les autres continuent leur course. On voit donc qu'aucun des faisceaux pédicellaires ne répond exactement à la définition des faisceaux caulinaires telle que nous l'avons posée au début

Fig. 85. — *Paeonia Delavayi* Franch. Coupe transversale de pédicelle : I ; fragments de coupes transversales de la fleur montrant le départ des faisceaux sépalaires : II et III.

de ce travail. Nous avons fait une remarque analogue à propos du genre *Helleborus*, d'ailleurs il y a une certaine analogie entre les faisceaux pédicellaires et sépalaires des deux genres.

Les pétales sont innervés comme les sépales, d'ailleurs on trouve différents stades de transition entre les sépales et les pétales.

A l'intérieur des sépales et des pétales les faisceaux sépalaires et pétalaires se divisent en plusieurs faisceaux qui s'anastomosent abondamment (Pl. X, Fig. 1).

Les faisceaux A, E, G, I se divisent en 3 faisceaux, le faisceau C en 2 faisceaux seulement comme l'indique le tableau suivant (Fig. 85, II, III et Fig. 86, I, II, III) :

$$A \left\{ \begin{array}{l} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{array} \right. \qquad C \left\{ \begin{array}{l} C_1 \\ \\ C_2 \end{array} \right. \qquad E \left\{ \begin{array}{l} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \end{array} \right. \qquad G \left\{ \begin{array}{l} G_1 \\ G_2 \\ G_3 \end{array} \right. \qquad I \left\{ \begin{array}{l} I_1 \\ I_2 \\ I_3 \end{array} \right.$$

Parmi ces faisceaux, ceux qui gagnent la périphérie de l'axe floral pour constituer les faisceaux pétalaires ou une partie des faisceaux sépalaires sont les suivants : G_2, G_3, I_2, A_2, C_2, E_2, E_3 ; ces derniers faisceaux peuvent d'ailleurs se subdiviser avant de pénétrer dans les sépales ou les pétales.

Quant aux autres faisceaux : A_1, A_3, C_1, E_1, G_1, I_1, I_3 ils subissent des transformations assez complexes que nous allons examiner.

Le faisceau I_1 se divise en trois faisceaux I'_1 qui gagnent la périphérie de l'axe floral ainsi que les faisceaux I_3 et A_1 (Fig. 86, I, II). Nous voyons ensuite ces cinq derniers faisceaux s'anastomoser pour former une sorte de réseau (Fig. 86, III). Dans la même figure on remarque deux faisceaux D' détachés vers l'intérieur par le faisceau D.

Le faisceau G_1 se divise en quatre faisceaux G'_1 dont l'un se fusionne avec un fragment E' de E pour former le faisceau G'_1E' (Fig. 86, I). Tandis que le faisceau G'_1E' et l'un des faisceaux G'_1 restent à la même place dans l'axe floral,

Fig. 86. — *Paeonia Delavayi* Franch. Fragments de coupes transversales de la fleur montrant le départ de faisceaux pétalaires, la formation des faisceaux carpellaires latéraux et du réseau périphérique : I, II, III.

au contraire les deux autres faisceaux G'_1 ainsi que les faiscaeux E_1, D', C_1, A_3 gagnent la périphérie pour s'anastomoser et former un réseau qui fait d'ailleurs suite au réseau formé par les faisceaux I'_1, I_3, A_1.

Entre temps, avant de se diriger vers la périphérie l'un des faisceaux I'_1 de même que les faisceaux I_3, A_1, A_3, E_1 détachent respectivement les petits faisceaux suivants qui resteront dans la partie centrale de l'axe : I''_1, I'_3, A'_1, A'_3, E'_1 (Fig. 86, I, II, III et Fig. 87, I, II). A peine formés les faisceaux I'_3, A'_1, A'_3 se subdivisent presque aussitôt en deux (Fig. 86, I, II).

A un moment donné l'axe floral présente donc un réseau périphérique continu dont nous venons de voir la formation avec au centre les faisceaux : I'_3, A'_1, A'_3, E'_1, G'_1E', G'_1, I''_1. Or c'est aux dépens de ces derniers faisceaux que vont se former les faisceaux carpellaires. Avant de nous occuper de cette question, nous allons voir à quoi aboutit le réseau périphérique, dont nous avons représenté un fragment dans la Fig. 86, III.

Aux points de croisement des faisceaux du réseau se forment des faisceaux qui se relèvent verticalement. Parmi les faisceaux ainsi formés, si l'on excepte les quelques-uns qui sont englobés dans les carpelles (faisceaux δ de la Fig. 87, II), les plus internes *d* constituent les faisceaux du disque, tandis que les plus externes *e* constituent les faisceaux staminaux. En effet, nous voyons le parenchyme se découper peu à peu autour de ces derniers faisceaux constituant ainsi les filets staminaux qui s'individualisent progressivement de l'intérieur vers l'extérieur.

Les faisceaux du disque ont donc la même origine que les faisceaux staminaux, on peut considérer le disque comme constitué par des étamines non individualisées ou autrement dit dont le développement est resté inachevé. Nous concluons de ces faits que le disque est de nature staminale.

Nous étudierons maintenant la formation des faisceaux carpellaires qui, comme nous l'avons dit plus haut, dérivent

Fig. 87. — *Paeonia Delavayi* Franch. Fragments de coupes transversales de la fleur montrant la formation des faisceaux staminaux et carpellaires latéraux : I et II. *e*, faisceau staminal ; *d*, faisceau du disque.

des faisceaux restés au centre de l'axe floral : I'_3, A'_1, A'_3, E'_1, G'_1E', G'_1, I''_1.

Tout d'abord les faisceaux résultant de la division de I'_3 se fusionnent pour reconstituer le faisceau I'_3 initial, d'autre part les faisceaux résultant des divisions de A'_1 et de A'_3 se fusionnent en un seul faisceau $A'_1A'_3$ (Fig. 87, I, II et Fig. 88, I). Ensuite les faisceaux G'_1 et G'_1E' détachent respectivement les deux faisceaux G''_1 et G''_1E'' (Fig. 87, I).

De même que chez les Helléborées on trouve dans chaque carpelle trois faisceaux principaux qui jouent le même rôle que les faisceaux similaires de cette tribu, c'est pourquoi, bien qu'étant de formation très différente, nous leur donnerons les mêmes noms.

L'exemplaire que nous étudions comporte deux carpelles qui sont innervés principalement par un faisceau médian et deux faisceaux latéraux.

Dans le carpelle de gauche (Fig. 87, I, II et Fig. 88, I, II) les deux faisceaux latéraux *l* sont constitués par les faisceaux I'_3 et G'_1 et le faisceau médian *M* par le faisceau I''_1 ; dans le carpelle de droite les deux faisceaux latéraux sont constitués par les faisceaux $A'_1A'_3$ et G'_1E' et le faisceau médian par le faisceau E'_1.

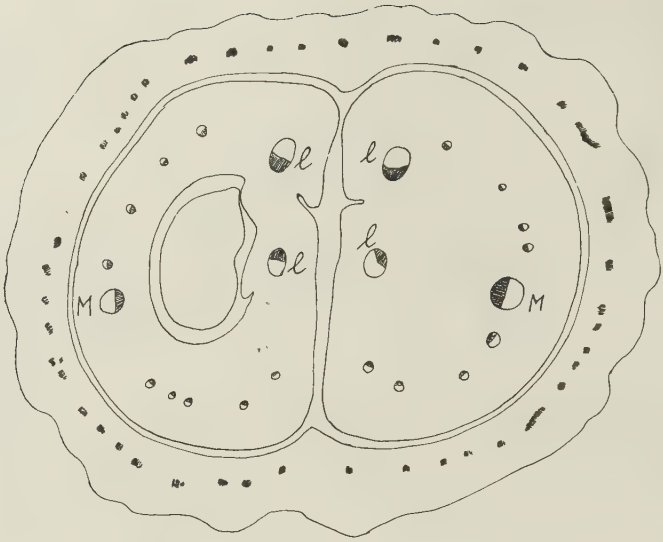
A côté de ces faisceaux principaux nous trouvons un grand nombre de petits faisceaux : les uns δ proviennent du réseau périphérique comme ceux du disque, les autres l_β sont donnés par les faisceaux latéraux, d'autres encore *m* peuvent être donnés par le faisceau médian (Fig. 88, I, II). Les faisceaux G''_1 et G''_1E'' s'éteignent assez rapidement. Les faisceaux latéraux sont reliés comme chez les Helléborées au faisceau médian par des branches transversales pouvant d'ailleurs donner des faisceaux qui se redressent et jouent un rôle analogue à celui des faisceaux δ, l_β *m*.

La Fig. 89, I montre le disque entourant complètement les carpelles, cet organe ne s'observe qu'à la base des carpelles, la suite des coupes nous montre en effet sa disparition

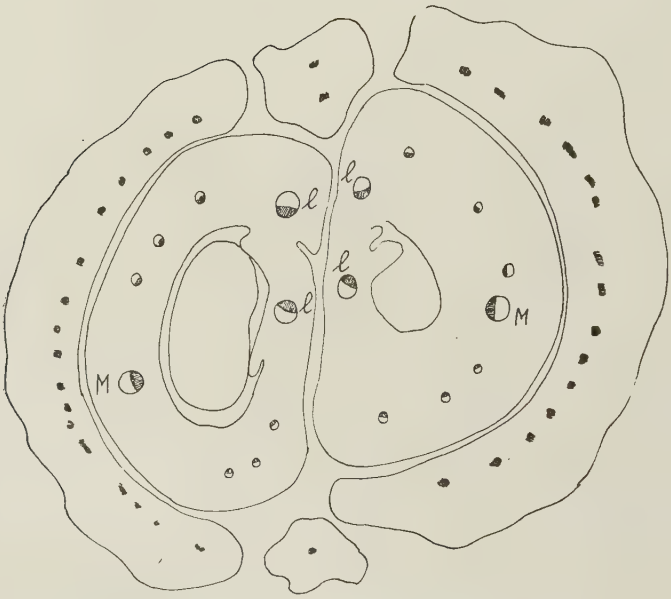
Fig. 88. — *Paeonia Delavayi* Franch. Fragments de coupes transversales de la fleur montrant la formation des faisceaux carpellaires : I et II.

l, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

Nota **: Lire I'$_3$, au lieu de I$_3$: Fig. 88, I.**



I



II

Fig. 89. — *Paeonia Delavayi* Franch.
Coupes transversales de carpelles : I et II.

progressive (Fig. 89, II). Les faisceaux latéraux fournissent les faisceaux qui innervent les ovules, comme chez les Helléborées (Fig. 90, I).

A la base du style nous trouvons les deux faisceaux latéraux *l* et le faisceau médian *M* (Fig. 90, II) ; dans la partie supérieure les deux faisceaux latéraux se dédoublent en faisceaux *lg* (Fig. 90, III).

La Fig. 90, IV représente une coupe longitudinale de la fleur de *Paeonia Delavayi*, montrant la répartition des différentes pièces florales (la lettre *c* désigne l'un des carpelles).

Paeonia obovata Maxim.

Une coupe transversale de pédicelle nous montre une organisation assez analogue à ce que nous venons de voir dans l'espèce précédente, nous y trouvons les faisceaux suivants : A, B, C, D, E, F, G, H, I, J (Fig. 92, I). Le faisceau J est en dehors des autres faisceaux pédicellaires qui se trouvent sur un même cercle.

On trouve l'origine de cette particularité en examinant les coupes de la partie inférieure du pédicelle. A ce niveau, en effet, les faisceaux pédicellaires très rapprochés les uns des autres forment une sorte d'anneau libéro-ligneux plus ou moins complet (Fig. 91, I).

A un moment donné, ce dernier anneau se plisse (Fig. 91, II) : plissement qui a pour effet de reporter à l'extérieur un faisceau qui n'est autre que le faisceau J. Lignier (56) a d'ailleurs indiqué une particularité analogue chez l'espèce : *Hydrastis canadensis* L. Quant aux autres faisceaux pédicellaires ils s'écartent et s'isolent peu à peu les uns des autres (Fig. 91, II, III).

Le faisceau J innerve à lui seul la feuille bractéale qui se trouve immédiatement au-dessous du calice ; les autres faisceaux pédicellaires poursuivent leur course. Puis un peu plus haut nous voyons les faisceaux B, D, E, G, I, F_1, F_2 — ces deux derniers résultant du dédoublement de F —

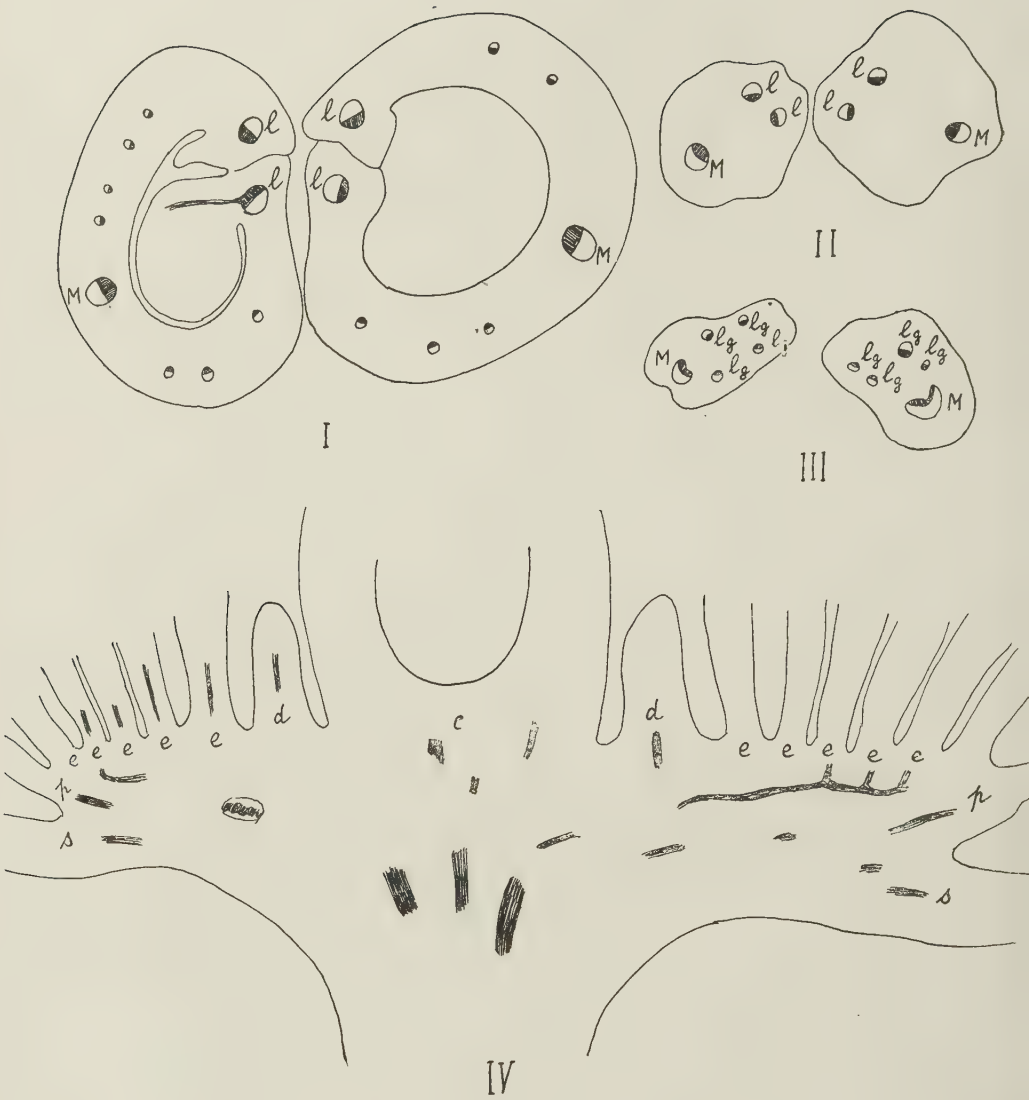


Fig. 90. — *Paeonia Delavayi* Franch. Coupe transversale de carpelles : I ; coupes transversales de styles : II et III ; coupe longitudinale de la fleur : IV. (mêmes lettres que pour les figures précédentes).

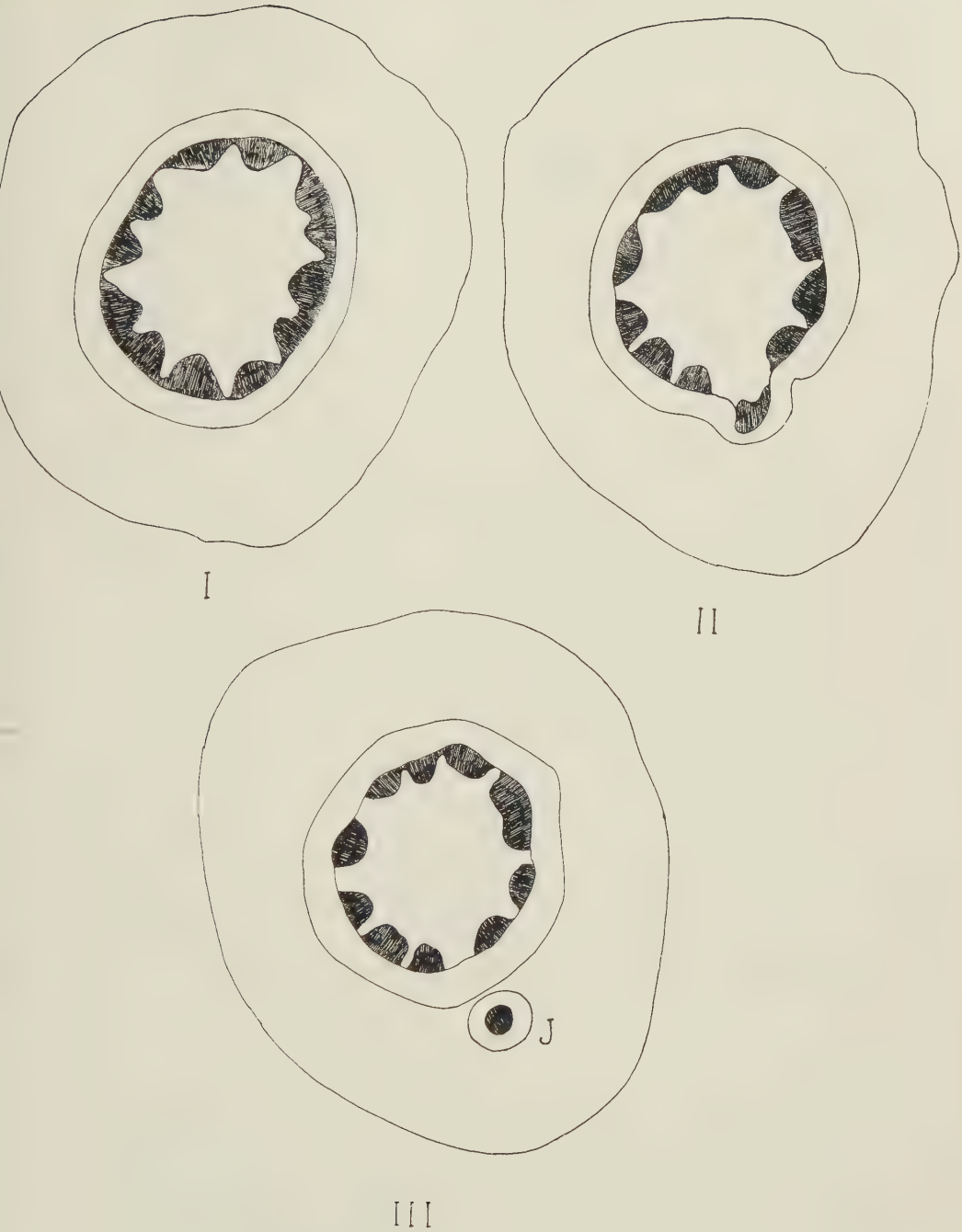


Fig. 91. — *Paeonia obovata* Maxim. Coupes transversales de pédicelle à différents niveaux : I, II, III.

détacher vers l'intérieur respectivement les faisceaux b, d_1, d_2, e, g_1, g_2, i_1, i_2, f_1, f_2 (Fig. 92, II). Sauf i_1 et i_2 tous ces faisceaux se fusionnent de la façon suivante : $b+d_1$, d_2+e, f_1+f_2, g_1+g_2 ce qui nous donne en tout 6 faisceaux : i_1, i_2, bd_1, d_2e, f_1f_2, g_2g_1. Or ces 6 faisceaux ne sont pas autre chose que les faisceaux latéraux l des 3 carpelles de l'exemplaire que nous étudions (Fig. 92, III et IV), leur formation est donc ici particulièrement précoce puisqu'elle est déjà faite en dessous du niveau de départ des faisceaux sépalaires.

Les faisceaux G et I se subdivisent, ce qui donne les faisceaux G_1, G_2, I_1, I_2 (Fig. 93). Tous les faisceaux A, B, C, D, E, F_1, F_2, G_1, G_2, H, I_1, I_2 gagnent la périphérie de l'axe floral pour innerver les sépales et les pétales dont les nervations sont identiques à celles de l'espèce précédente. Mais tout en gagnant la périphérie lesdits faisceaux détachent leurs extrémités internes ce qui a pour effet de constituer les faisceaux suivants : A', B', C', C', D', D', E', F'_1, F'_1, F'_2, F'_2, G'_1, G'_1, G'_2, G'_2, H', I'_1, I'_2 (Fig. 93). Parmi ces derniers faisceaux, les uns : E',H', A' constituent les trois faisceaux médians des trois carpelles, tous les autres d'autre part forment les faisceaux du disque et les faisceaux staminaux suivant les mêmes processus que dans l'espèce précédente (Fig. 94, I).

En plus des faisceaux latéraux et médian, nous trouvons dans les carpelles un certain nombre de petits faisceaux formés comme les faisceaux similaires de *P. Delavayi* (Fig. 94, II).

Paeonia paradoxa Anders.

Dans une coupe transversale de pédicelle nous observons tout d'abord les faisceaux : A, B, C, D, E, F, G, H disposés sur un cercle à l'extérieur duquel se trouvent des faisceaux assez nombreux (10 environ) analogues au faisceau J de l'espèce précédente et formés d'ailleurs suivant le même processus. Les pédicelles de *P. obovata* et de *P. paradoxa* dif-

FIG. 92. — *Paeonia obovata* Maxim. Coupe transversale de pédicelle : I ; fragments de coupes transversales de la fleur montrant la formation des faisceaux carpellaires latéraux : II, III, IV.

faisceau carpellaire latéral.

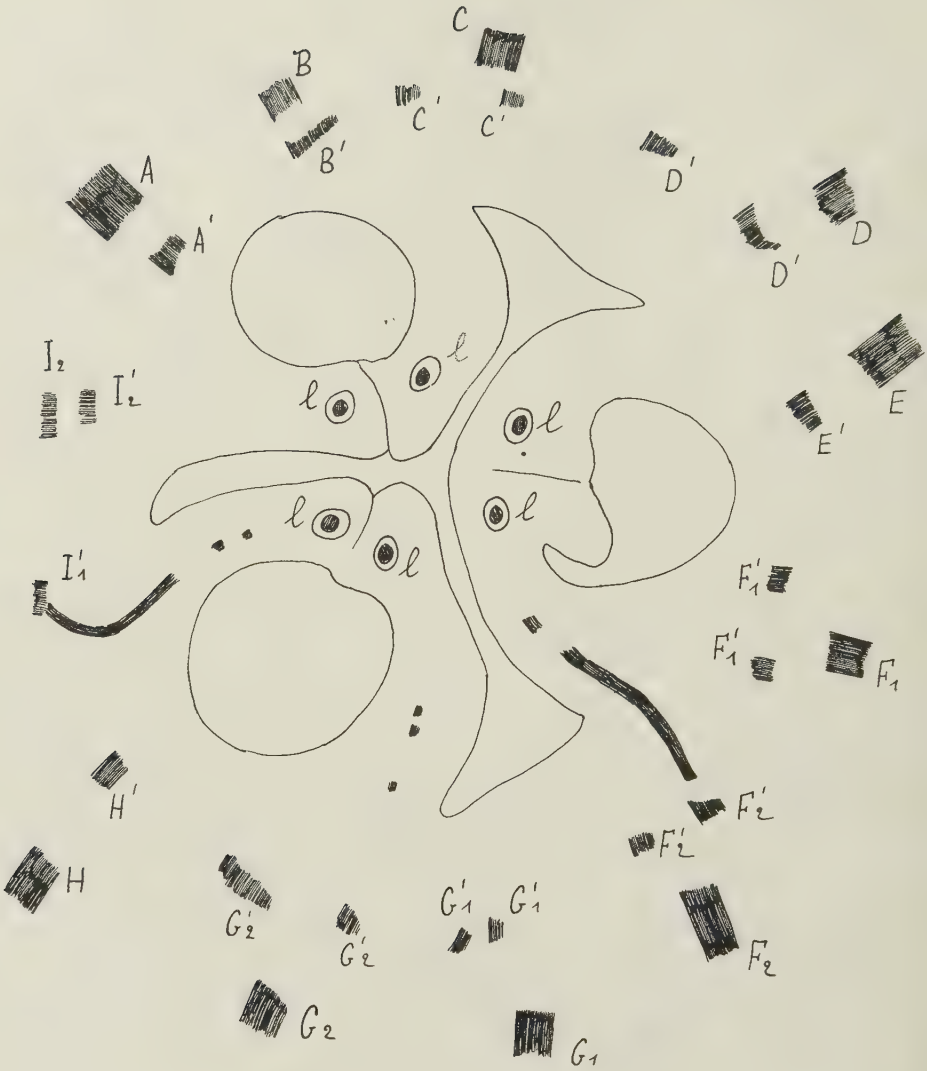


Fig. 93. — *Paeonia obovata* Maxim. Fragment de coupe transversale de la fleur montrant le départ des faisceaux pétalaires et la formation des faisceaux qui constitueront le réseau périphérique.

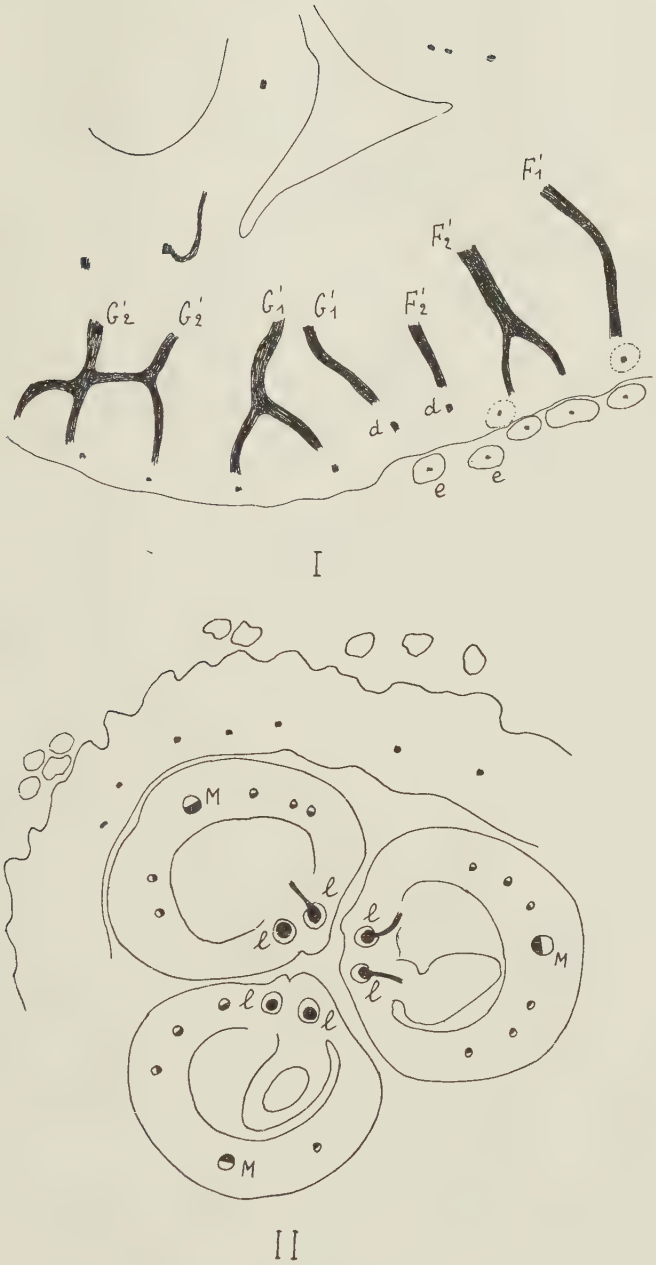


Fig. 94. — *Paeonia obovata* Maxim. Fragment de coupe transversale de la fleur montrant une partie du réseau périphérique : I ; coupe transversale de carpelles : II. *l*, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

fèrent donc par le nombre de ces derniers faisceaux que nous appellerons faisceaux pédicellaires externes et dont nous n'avons vu aucun équivalent chez *P. Delavayi* (Fig. 95, I).

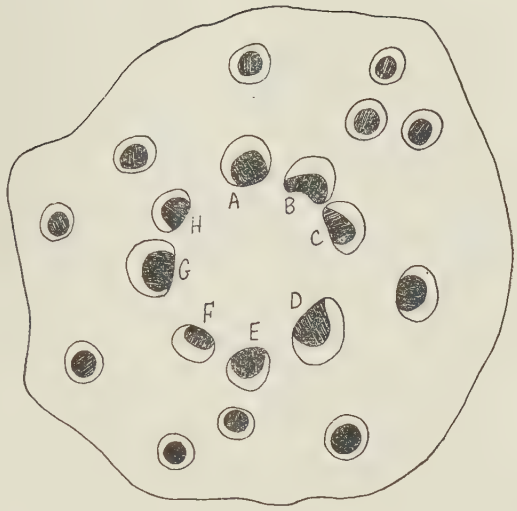
Les faisceaux pédicellaires externes pénètrent tous dans les sépales dont la nervation est analogue à celle des espèces précédentes.

Tous les autres faisceaux pédicellaires ou faisceaux pédicellaires internes A, B, C, D, E, F, G, excepté le faisceau H, détachent respectivement vers la moelle les petits faisceaux *a b, c, d, e, f, g* qui après transformation donneront les faisceaux carpellaires latéraux (Fig. 95, II). Les mêmes faisceaux pédicellaires internes se rendent ensuite dans les pétales tout en détachant leurs extrémités internes comme dans l'espèce précédente ce qui a pour effet de constituer les faisceaux : A', B', C', D', E', F', G', H'. Les faisceaux B', D', H' se subdivisent en donnant respectivement les faisceaux B'_1, B'_2, D'_1, D'_2, H'_1, H^2 (Fig. 96, I, II). Les faisceaux dont nous venons de voir la formation fournissent les faisceaux du disque et les faisceaux staminaux suivant les processus que nous avons étudiés chez l'espèce *P. Delavayi*.

Quant aux faisceaux *a, b, c, d, e, f, g* ils se fusionnent et forment 3 faisceaux très inégaux : $g+a$, b, $f+e+d+c$ (Fig. 96, II et Fig. 97, I). Le faisceau $f+e+d+c$ se dédouble de sorte que finalement nous avons les 4 faisceaux : $g+a$, b, $\frac{f+e+d+c}{2}$ $\frac{f+e+d+c}{2}$ qui ne sont autres que les 4 faisceaux latéraux *l* des 2 carpelles de l'exemplaire étudié (Fig. 97, II, III).

La formation des faisceaux médians *M* s'opère de la même façon que dans l'espèce précédente. Les faisceaux médian et latéraux sont accompagnés par un certain nombre de petits faisceaux analogues à ceux des autres espèces.

En somme l'espèce *P. paradoxa* diffère de *P. obovata* par le plus grand nombre des faisceaux pédicellaires externes.



I

II

Fig. 95. — *Paeonia paradoxa* Anders. Coupe transversale de pédicelle : I ; fragment de coupe transversale de la fleur montrant la formation des faisceaux carpellaires latéraux : II.

Fig. 96. — *Paeonia paradoxa* Anders. Fragments de coupes transversales de la fleur montrant la formation des faisceaux carpellaires latéraux : I et II.

La course des faisceaux floraux de l'espèce *Paeonia officinalis* Retz est analogue à celle de *P. paradoxa.*

Lonay (57) qui a étudié la nervation des carpelles de *P. officinalis* pense que les petits faisceaux carpellaires qui accompagnent les faisceaux médian et latéraux sont des branches transversales obliques et à grand trajet ; il est possible qu'une partie des faisceaux en question ait cette origine, quoi qu'il en soit ce n'est pas le cas des faisceaux *m*, *m*, δ dont nous avons vu la formation chez *P. Delavayi.*

La tribu des Paeoniées et les théories appendiculaire et axile.

La formation des faisceaux carpellaires des Pivoines ne provoque pas l'extinction de l'axe comme chez les Helléborées et une partie des Anémonées. Si d'autre part nous comparons cette même formation avec la formation similaire des Renonculées et d'une autre partie des Anémonées où l'axe floral garde son organisation normale tout en donnant les faisceaux carpellaires, nous constatons que ces deux formations diffèrent, en particulier par les caractères suivants qui se rapportent à la tribu des Paeoniées :

1° Contrairement à ce qui se passe dans les autres tribus, la formation des faisceaux carpellaires des Pivoines est particulièrement précoce, puisqu'elle sopère au niveau des faisceaux staminaux chez *P. Delavayi* et même au-dessous du niveau des faisceaux sépalaires chez *P. obovata*, *P. paradoxa*, *P. officinalis*, de sorte que chez ces trois dernières espèces ils sont fournis par les faisceaux pédicellaires, tout au moins en ce qui concerne les faisceaux carpellaires latéraux.

2° Les faisceaux carpellaires des Pivoines sont formés à l'intérieur de la couronne des faisceaux de l'axe floral et non à l'extérieur comme ceux des autres tribus.

Malgré ces particularités, les faisceaux de l'axe floral ne constituent jamais directement les faisceaux carpellaires ;

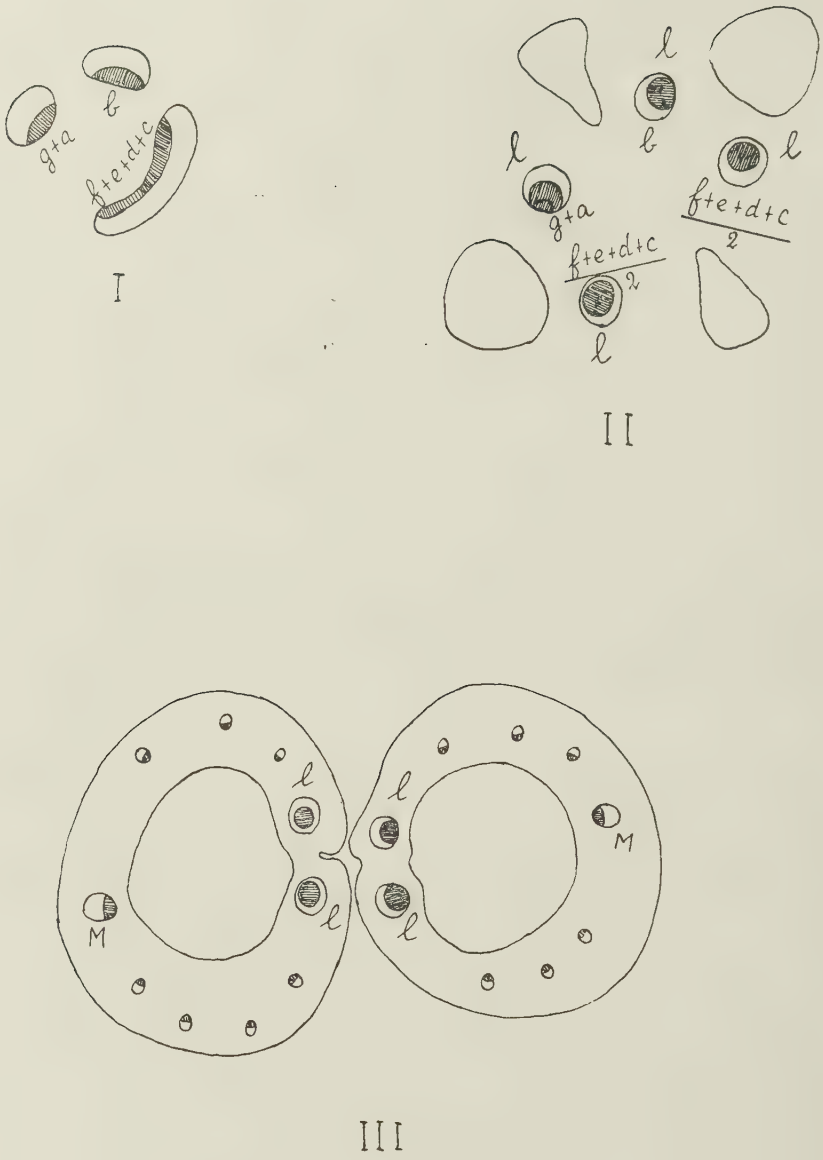


Fig. 97. — *Paeonia paradoxa* Anders. Formation des faisceaux carpellaires latéraux : I et II ; coupe transversale de carpelles : III.

l, faisceau carpellaire latéral ; *M*, faisceau carpellaire médian.

nous en concluons que les carpelles des Paeoniées sont de nature appendiculaire comme ceux des autres tribus.

TRIBU DES PAEONIÉES

Résumé et Conclusion.

Nous avons observé chez les espèces du genre *Paeonia* que nous avons étudiées deux types distincts de pédicelles.

1er type. — *P. Delavayi.*

Les faisceaux pédicellaires sont répartis sur un même cercle, les uns constituent uniquement une partie des faisceaux sépalaires, les autres constituent le restant des faisceaux sépalaires de même que ceux des autres pièces florales.

2e type. — *P. paradoxa.*

Un certain nombre de faisceaux pédicellaires ou faisceaux pédicellaires internes se trouvent sur un même cercle, les autres ou faisceaux pédicellaires externes sont répartis sans ordre dans l'écorce.

Les faisceaux pédicellaires externes, qui sont formés par le plissement d'une sorte de couronne libéro-ligneuse plus ou moins complète formée par les faisceaux pédicellaires internes très rapprochés les uns des autres dans la partie inférieure du pédicelle, constituent les faisceaux sépalaires.

Les faisceaux pédicellaires internes forment les faisceaux des autres pièces florales. Aucun de ces deux sortes de faisceaux pédicellaires ne correspond exactement aux faisceaux caulinaires des autres tribus.

Les sépales sont innervés par un nombre variable de faisceaux sépalaires : le plus souvent trois, leur nervation rappelle celle des sépales du genre *Helleborus.*

Les pétales sont innervés exactement comme les sépales, de sorte qu'au point de vue de la nervation il est possible de

contester leur nature et de les considérer comme des sépales pétaloïdes.

Les étamines sont innervées par un seul faisceau comme dans les tribus précédentes, mais la formation particulière des faisceaux staminaux est propre à la tribu. Le disque qui entoure les carpelles à la base est innervé par des faisceaux de même nature que les faisceaux staminaux ; on peut considérer cet organe comme formé par un ensemble d'étamines non individualisées.

Chaque carpelle est innervé par trois faisceaux carpellaires principaux : un médian et deux latéraux, accompagnés d'un nombre variable de petits faisceaux carpellaires secondaires.

Les faisceaux médian et latéraux, bien que jouant le même rôle que les faisceaux similaires des Helléborées, ont une origine toute différente. En effet, ils sont détachés intérieurement vers la moelle par les faisceaux de l'axe floral et d'une façon très précoce, le plus souvent au-dessous du niveau des faisceaux sépalaires.

Les faisceaux carpellaires médian et latéraux des Paeoniées ne sont pas constitués directement par les faisceaux de l'axe floral, c'est pourquoi nous concluons à la nature appendiculaire des carpelles de cette tribu.

En somme la course des faisceaux floraux de la tribu des Paeoniées est assez particulière ; parmi les tribus précédentes celle qui s'en rapproche le plus à ce point de vue est la tribu des Helléborées.

Chapitre V.

TRACHÉIDES

Primitivement nous avions l'intention d'étudier uniquement la course des faisceaux floraux dans la famille des Renonculacées, à l'exclusion de toute considération histologique. Nous ferons cependant une exception à ce dernier point de vue au sujet des trachéides que nous avons rencontrées au cours de nos recherches et qui nous paraissent présenter un intérêt particulier.

Les auteurs désignent d'une façon générale sous le nom de trachéides des cellules dont les parois s'épaississent en se lignifiant et ne restent cellulosiques qu'en de nombreux points qui forment autant de ponctuations de forme et de contexture très variables.

Chez les Cryptogames vasculaires et en particulier chez les Fougères le bois est constitué par de semblables éléments, désignés sous le nom de vaisseaux scalariformes, les ponctuations sont simples et élargies en fentes superposées comme les barreaux d'une échelle. Les trachéides constituent le bois secondaire des Conifères ; ici toutefois les ponctuations sont assez complexes : de forme arrondie, elles présentent en leur milieu un disque central ; de telles ponctuations sont dites aréolées. Des trachéides ont été trouvées également chez plusieurs familles d'Angiospermes, en particulier dans la famille des Magnoliacées où leur présence est considérée comme ayant un très grand intérêt du point de vue phylogénétique. La forme des ponctuations peut être

très variable : en effet, Brown (17) et Thompson (87) étudiant l'évolution des vaisseaux du bois chez de nombreuses espèces appartenant à plusieurs familles de Dicotylédones ont démontré que la ponctuation circulaire simple des extrémités des cellules vasculaires est précédée de la ponctuation scalariforme dont elle dérive directement par la destruction progressive des barreaux ou indirectement en passant par un stade intermédiaire qui constitue la ponctuation réticulée. Dans le travail de Thompson on trouve plusieurs figures qui montrent différents stades de passage entre la ponctuation réticulée et la ponctuation simple par suite de la destruction plus ou moins complète des différentes parties du reticulum. Les mêmes auteurs ont également montré que les ponctuations circulaires des parois latérales des vaisseaux des Angiospermes proviennent de ponctuations scalariformes par l'intermédiaire de ponctuations réticulées. A côté des travaux de Thompson et de Brown, nous citerons, également sur le même sujet, ceux de Van Tieghem (97), Bliss (10), Lemesle (50).

Le terme de trachéides s'applique également à des cellules à parois partiellement lignifiées qui peuvent être soit accolées aux faisceaux libéro-ligneux soit indépendantes de tout élément conducteur. On les désigne le plus souvent sous le nom de trachéides aquifères : de telles cellules proviennent de la transformation de cellules parenchymateuses ordinaires. Ces trachéides aquifères ont été étudiées sous des dénominations diverses par de nombreux auteurs parmi lesquels Vesque (98), Heinricher (42), Krüger (48), Lemesle (51).

En ce qui concerne la famille des Renonculacées, des trachéides ont été signalées dans le bois secondaire de la tige, chez les genres : *Paeonia* par Meyer (62), Solereder (84) et Bliss (10), *Clematis* par Sterckx (86), *Thalictrum* par Mansion (60).

Nous n'avons pas observé de trachéides dans le genre *Paeonia*, par contre nous en avons trouvé dans le bois

secondaire des faisceaux floraux des genres suivants : *Clematis*, *Anemone*, *Thalictrum*, *Isopyrum*, ainsi que des trachéides aquifères. A notre connaissance ces faits n'ont pas encore été signalés dans les différents travaux d'anatomie florale se rapportant aux Renonculacées. Nous examinerons maintenant les différents genres que nous venons de citer au point de vue en question.

Genre *Clematis*.

Clematis vitalba.

Les trachéides qui n'existent pas dans le pédicelle apparaissent brusquement en très grande abondance au niveau des faisceaux sépalaires (Pl. V, Fig. 5). On les trouve dans le bois secondaire des faisceaux de l'axe floral dont les formations secondaires sont d'ailleurs uniquement intrafasciculaires. Il existe également des trachéides aquifères, les unes accolées aux vaisseaux du bois primaire, les autres isolées dans la moelle (Pl. XI, Fig. 1 et 2). Les trachéides diminuent considérablement d'importance au niveau des faisceaux staminaux, pour redevenir très nombreuses au niveau de base des faisceaux carpellaires. Ces éléments sont d'ailleurs localisés dans l'axe floral ; en somme on les trouve surtout aux points de départ des faisceaux se rendant dans les différentes pièces florales. D'autre part les trachéides aquifères forment une sorte de manchon entourant les faisceaux carpellaires à leur base (Pl. VI, Fig. 1).

Les ponctuations des parois transversales des trachéides sont du type réticulé (Pl. XI, Fig. 1), celles des parois latérales sont plus étirées et se rapprochent du type scalariforme (Pl. XI, Fig. 2). Toutes ces ponctuations sont simples, c'est-à-dire dépourvues de disque central, et par conséquent non assimilables aux ponctuations aréolées des gymnospermes.

Nous avons retrouvé des éléments tout à fait semblables chez les autres espèces de Clématites que nous avons étu-

diées plus haut au point de vue de la course des faisceaux floraux.

Genre *Anemone.*

Anemone nemorosa.

Les trachéides sont localisées principalement au niveau de base des faisceaux carpellaires, on les trouve dans le bois secondaire (Pl. XI, Fig. 3 et 4). Dans la moelle on remarque des trachéides isolées, indépendantes de tout élément conducteur ou trachéides aquifères (Pl. XII, Fig. 1, coupe longitudinale). Comme chez les Clématites d'ailleurs tous ces éléments présentent la forme de tonnelets (Pl. XI, Fig. 5 et 6).

Les ponctuations des parois transversales sont du type réticulé (Pl. XI, Fig. 3 et 4) il en est de même de celles des parois latérales (Pl. XI, Fig. 5 et 6 ; Pl. XII, Fig. 1).

Les mêmes éléments se rencontrent chez les autres espèces du même genre que nous avons étudiées plus haut. Toutefois l'espèce *A. japonica* est assez particulière à ce sujet. Dans cette espèce en effet on observe des trachéides au niveau des faisceaux sépalaires, ces éléments sont plus allongés que ceux des espèces précédentes ; les ponctuations sont du type réticulé avec tendance vers le type scalariforme sur les parois latérales (Pl. XII, Fig. 2 et 3).

Genre *Thalictrum.*

Chez les différentes espèces du genre *Thalictrum* que nous avons étudiées précédemment et en particulier chez *T. isopyroides*, des trachéides en forme de tonnelets et à ponctuations du type réticulé se rencontrent principalement au niveau des faisceaux sépalaires (Pl. XII, Fig. 6).

Genre *Isopyrum.*

Dans l'espèce *I. fumarioides* les trachéides sont surtout localisées au niveau de base des faisceaux carpellaires (Pl. III,

Fig. 6) ; elles ont la forme de tonnelets de forme moins allongée que chez les Anémones. Les ponctuations sont toutes du type réticulé (Pl. XII, Fig. 4 et 5).

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que les genres *Clematis*, *Anemone*, *Thalictrum* qui ont en commun cette particularité de présenter des trachéides appartiennent à la même tribu des Anémonées. Le genre *Isopyrum* qui présente également cette même particularité appartient à une tribu différente, mais parmi tous les genres des Helléborées, c'est celui qui se rapproche le plus de la tribu des Anémonées.

On voit donc, qu'au point de vue systématique, ces quelques caractères histologiques confirment les résultats que nous avons obtenus dans notre étude de la course des faisceaux floraux. Mais il y a plus ; ainsi que nous le faisions remarquer plus haut, les trachéides qui se trouvent dans le bois secondaire sont également d'un grand intérêt au point de vue phylogénétique.

Au point de vue de la phylogénie des plantes à fleurs nous nous trouvons en présence de deux théories basées sur la morphologie florale :

1° *théorie de la fleur apétale primitive.*

Pour Engler, la fleur apétale est la plus ancienne : c'est en effet la plus simple.

2° *théorie de la fleur dialypétale primitive.*

D'autres botanistes parmi lesquels Bessey et Hutchinson estiment au contraire que la fleur la plus ancienne est caractérisée par la dialypétalie, la séparation des carpelles et la disposition spiralée des étamines et des carpelles. La fleur apétale dériverait de la précédente par la régression des pétales et des carpelles.

Or cette disposition des pièces florales est réalisée dans les familles des Magnoliacées et les Renonculacées. C'est pourquoi si des auteurs tels que Wieland (102) et Hutchinson (45) placent les Magnoliacées à la base des Angiospermes il doit en être de même des Renonculacées.

D'après les partisans de la théorie de la fleur dialypétale primitive la même disposition florale s'observe chez les Bennettitinées, groupe de végétaux exclusivement fossiles qui seraient ainsi les ancêtres des Angiospermes. Le genre principal de la famille des Bennettitinées étant le genre *Bennettites* ou *Cycadeoïdea* la théorie en question est aussi dénommée : théorie cycadéoïdienne. Or le bois des Bennettitinées se compose d'après Wieland (101) de trachéides à ponctuations scalariformes, et d'autre part des éléments analogues ont été mis en évidence chez les Magnoliacées par Lemesle (50) qui voit dans ce caractère un lien d'analogie entre cette dernière famille et celle des Bennettitinées.

Chez les Renonculacées nous avons observé des trachéides à ponctuation réticulée qui, comme l'a montré Thompson, est intermédiaire entre la ponctuation scalariforme et la ponctuation simple.

Dans quelques cas nous avons remarqué chez les éléments en question des ponctuations tendant très nettement vers le type scalariforme. Tous ces caractères d'ordre structural, en corrélation avec les données de la paléobotanique et de la morphologie florale, semblent donc rapprocher les Renonculacées des Magnoliacées.

Dans la généalogie des Angiospermes il serait possible de faire dériver les Magnoliacées des Bennettitinées ou d'un groupe voisin ; quant aux Renonculacées, elles seraient placées après les Magnoliacées puisqu'étant moins archaïques du point de vue des ponctuations.

Comme conclusion, la présence de trachéides dans le bois secondaire des Renonculacées, en même temps qu'elle nous apporte des indications sur la phylogénie de cette famille est un argument de plus en faveur de la théorie cycadéoïdienne de la fleur.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° Faisceaux pédicellaires.

Le nombre des faisceaux pédicellaires est très variable. Dans la plupart des cas on distingue parmi eux un certain nombre de faisceaux plus importants que les autres ou faisceaux caulinaires.

Les faisceaux caulinaires tout en subissant des transformations plus ou moins complexes donnent naissance aux faisceaux qui se rendent dans les différentes pièces florales. Ces transformations peuvent se faire suivant un ordre bien déterminé ou le plus souvent sans ordre. Les autres faisceaux pédicellaires ou faisceaux secondaires qui parfois font défaut jouent un rôle très effacé ; ils se soudent plus ou moins rapidement aux faisceaux caulinaires.

Les involucres sont innervés par des faisceaux pédicellaires propres.

2° Faisceaux sépalaires.

Le nombre des faisceaux sépalaires qui innervent chaque sépale est très variable, cependant dans la majorité des cas on trouve trois faisceaux sépalaires comme l'indique Smith : un faisceau sépalaire central et deux faisceaux sépalaires latéraux. Chez un certain nombre d'espèces on observe un seul faisceau sépalaire par sépale. Ce type de sépale à un seul faisceau est probablement dérivé du type à trois faisceaux par suite de la disparition des faisceaux sépalaires latéraux. Dans le cas d'un seul faisceau sépalaire,

celui-ci se divise très tôt en trois branches principales de sorte que tout à la base du sépale on trouve trois faisceaux principaux dans l'un comme dans l'autre cas. D'après Eames (30) les sépales au point de vue anatomique peuvent être considérés comme des feuilles ; c'est ce qui résulte également du travail de Goffart (37) d'après lequel chez les Renonculacées les feuilles sont le plus souvent innervées par trois faisceaux.

3° Faisceaux pétalaires.

Sauf de très rares exceptions les pétales sont innervés par un seul faisceau pétalaire qui se divise en trois branches principales ; leur nervation est donc identique à celle des sépales du type à un seul faisceau. Pour Smith (82) les pétales diffèrent des sépales par leur faisceau unique et sont des modifications des étamines. Or si l'on considère le cas des sépales du type à un seul faisceau, on voit que la distinction proposée par cet auteur n'est plus valable. D'après Eames (30), les pétales peuvent être considérés quelquefois comme des feuilles et le plus souvent comme des étamines stériles. En ce qui nous concerne, la nervation des pétales nous paraît au contraire plus proche de celle des sépales que de celle des étamines ; elle est en somme une simplification de la nervation des sépales : simplification qui est d'ailleurs déjà réalisée chez les sépales du type à un seul faisceau.

4° Faisceaux staminaux.

Les étamines sont toujours innervées par un seul faisceau staminal qui reste indivis. Eames (30) considère ce faisceau unique comme une réduction d'un type à trois faisceaux. Nous n'avons rien observé dans nos recherches qui puisse confirmer ou infirmer une telle évolution de faisceaux.

5° Faisceaux carpellaires.

La nervation des carpelles présente des variations très importantes qui caractérisent assez bien les différentes tribus.

a) *Tribu des Helléborées* :

Dans la tribu des Helléborées, les carpelles qui renferment de nombreux ovules sont innervés par trois faisceaux carpellaires principaux : deux faisceaux carpellaires latéraux qui fournissent les faisceaux ovulaires, et un faisceau carpellaire médian.

Ces différents faisceaux carpellaires peuvent dériver plus ou moins directement des faisceaux de l'axe floral qui se trouvent au-dessus du niveau des dernières étamines (genres : *Helleborus*, *Eranthis*, *Delphinium*, *Aconitum*) ou résulter de la désagrégation de l'anneau libéro-ligneux plus ou moins complet formé par la fusion des mêmes faisceaux (genres : *Aquilegia*, *Nigella*, *Actaea*). Chez les genres *Trollius*, *Caltha*, *Isopyrum*, les faisceaux carpellaires latéraux et médian dérivent le plus souvent de la division d'un faisceau de l'axe floral. Dans tous ces différents cas la formation des faisceaux carpellaires provoque la désagrégation ou extinction de l'axe floral.

Assez fréquemment les deux faisceaux latéraux dérivent de la division d'un faisceau que nous appelons : faisceau prélatéral. C'est en particulier ce qui se produit dans le genre *Isopyrum* où la formation des différents faisceaux carpellaires est très tardive : chaque carpelle, en effet, reçoit un seul faisceau venant de l'axe floral ou faisceau carpellaire, qui se divise tout d'abord en deux faisceaux : un faisceau médian et un faisceau prélatéral. Le faisceau prélatéral se divise ensuite pour donner deux faisceaux latéraux.

b) *Tribu des Anémonées* :

Dans la tribu des Anémonées, la nervation des carpelles qui ne contiennent qu'un seul ovule fertile suspendu avec

quelques ovules rudimentaires est toute différente. Comme dans le genre *Isopyrum* chaque carpelle reçoit de l'axe floral un seul faisceau ou faisceau carpellaire qui se subdivise en deux faisceaux : un faisceau qui innerve le style, équivalent du faisceau médian des Helléborées et un second faisceau qui innerve l'ovule et que, par analogie avec la même tribu, nous considérons comme un faisceau prélatéral. Ce dernier faisceau ne se subdivise d'ailleurs pas en faisceaux latéraux comme dans la tribu précédente sauf dans le genre *Adonis*.

Dans certains cas, l'axe floral s'éteint en donnant les faisceaux carpellaires, dans d'autres cas il conserve son organisation normale tout en donnant ces mêmes faisceaux comme ceux des autres pièces florales.

c) *Tribu des Renonculées* :

La nervation des carpelles de cette tribu est analogue dans ses grandes lignes à celle des Anémonées : elle en diffère par la disposition du faisceau qui innerve l'ovule en rapport elle-même avec la disposition différente de l'ovule et par l'importance plus grande des faisceaux carpellaires secondaires donnés par les faisceaux prélatéral et médian. Au-dessus du niveau des dernières étamines les faisceaux de l'axe floral se concentrent en un petit nombre de faisceaux qui fournissent les faisceaux carpellaires de la même façon que les faisceaux des autres pièces florales. Cette concentration des faisceaux de l'axe floral, qui d'une part n'existe pas dans la tribu des Anémonées et d'autre part diffère de la fusion des mêmes faisceaux dans la tribu des Helléborées, est caractéristique de la tribu des Renonculées, de plus elle ne s'accompagne pas de l'extinction de l'axe floral qui se produit beaucoup plus haut avec la formation des derniers faisceaux carpellaires.

d) *Tribu des Paeoniées* :

Les faisceaux carpellaires sont les mêmes que ceux des Helléborées, mais leur origine est toute différente. Chez les

Pivoines en effet les faisceaux carpellaires sont formés d'une façon très précoce et à l'intérieur de la couronne formée par ces mêmes faisceaux.

Le disque qui entoure les carpelles à leur base est innervé par des faisceaux de même origine que les faisceaux staminaux, ce qui nous permet de conclure à la nature staminale de cet organe.

6° Théorie appendiculaire et théorie axile du pistil.

Dans la famille des Renonculacées, tout au moins chez les genres que nous avons étudiés, les faisceaux carpellaires peuvent résulter de la désagrégation de l'axe floral ou être donnés par les faisceaux de ce même axe, qui conserve son organisation normale, de la même façon que les faisceaux des autres pièces florales. Dans les deux cas les faisceaux de l'axe floral ne constituent jamais directement les faisceaux carpellaires. Nous déduisons de ces faits que les carpelles des Renonculacées sont de nature appendiculaire comme les autres pièces florales.

7° Classification.

L'étude de la course des faisceaux floraux dans la famille des Renonculacées nous a conduit à la classification suivante :

Tribu I. — HELLÉBORÉES.

Genres : *Aquilegia*, *Nigella*, *Garidella*, *Helleborus*, *Eranthis*, *Actaea*, *Delphinium*, *Aconitum*, *Trollius*, *Caltha*, *Isopyrum*.

Tribu II. — ANÉMONÉES.

Genres : *Adonis*, *Anemone*, *Clematis*, *Thalictrum*, *Myosurus*.

Tribu III. — RENONCULÉES.

Genre : *Ranunculus*.

Tribu IV. — PAEONIÉES.

Genre : *Paeonia.*

Cette classification diffère de celle que nous avons suivie dans notre exposé par les deux caractéristiques suivantes : 1° tout d'abord la place du genre *Actaea* dans la tribu des Helléborées : ce genre, en effet, du point de vue de la nervation de ses carpelles, est beaucoup plus proche des genres *Helleborus* et *Eranthis* que des genres *Trollius* et *Caltha* ; 2° la réunion des genres *Ceratocephalus* et *Ficaria* au genre *Ranunculus.*

Les Helléborées et les Anémonées constituent deux tribus bien distinctes ; les genres *Isopyrum* et *Adonis* qui présentent des caractères intermédiaires réalisent le passage de l'une à l'autre d'une façon assez incomplète. Par contre, on passe beaucoup plus facilement des Anémonées aux Renonculées, le genre *Myosurus* réalisant assez bien la transition entre ces deux tribus. En effet, si ce genre appartient à la tribu des Anémonées par la nervation de ses carpelles, on peut le considérer également comme faisant partie de la tribu des Renonculées par la nervation de ses autres pièces florales de même que par la concentration des faisceaux de l'axe floral qui précède la formation des faisceaux carpellaires.

Quant à la tribu des Paeoniées elle nous paraît occuper une place tout à fait à part dans la famille des Renonculacées, parmi les autres tribus celle qui s'en rapproche le plus est la tribu des Helléborées.

8° Phylogénie.

Smith (82) et Eames (30) pensent que le carpelle multiovulé et à trois faisceaux (deux latéraux et un médian) : type Helléborée est plus ancien que le carpelle à un ovule et à un seul faisceau (c'est-à-dire un faisceau médian, car le faisceau ovulaire n'est pas considéré comme un faisceau carpellaire proprement dit par ces auteurs). En effet, si l'on

considère uniquement le nombre des faisceaux reçus par chaque carpelle, nous constatons que les carpelles des Paeoniées et de la plupart des genres des Helléborées reçoivent trois faisceaux : deux faisceaux carpellaires latéraux et un faisceau carpellaire médian, et que d'autre part les carpelles des Anémonées et des Renonculées reçoivent un seul faisceau ou faisceau carpellaire. Cependant chez les genres *Trollius* et *Caltha* de la tribu des Helléborées on trouve assez souvent à la base de chaque carpelle un seul faisceau qui se divise en trois faisceaux : deux faisceaux latéraux et un faisceau médian.

Dans le genre *Isopyrum* de la même tribu les carpelles reçoivent un seul faisceau qui se divise tout d'abord en deux faisceaux : un faisceau médian et un faisceau prélatéral, ce dernier se subdivisant ensuite pour donner les deux faisceaux latéraux.

Nous avons donné aux différents faisceaux carpellaires des genres *Trollius*, *Caltha* et *Isopyrum* les mêmes dénominations qu'à ceux des autres genres des Helléborées ; car d'une part ils remplissent les mêmes fonctions et d'autre part, tout au moins en ce qui concerne les faisceaux latéraux, ils sont formés suivant un processus analogue, puisque chez plusieurs autres genres de la même tribu, les mêmes faisceaux dérivent fréquemment de la division d'un faisceau prélatéral.

La nervation des carpelles du genre *Adonis* de la tribu des Anémonées est analogue à celle des carpelles du genre *Isopyrum*, sauf qu'ici, étant donné la réduction du nombre des ovules, les faisceaux latéraux ne donnent pour ainsi dire plus de faisceaux ovulaires (le faisceau ovulaire correspondant à l'ovule fertile unique est fourni par l'un d'eux).

Chez les autres genres des Anémonées de même que chez les Renonculées les carpelles reçoivent un seul faisceau ou faisceau carpellaire et qui est assimilable au faisceau unique que reçoivent les carpelles des genres *Trollius*, *Caltha*, *Iso-*

pyrum, *Adonis*. Comme chez les genres *Isopyrum* et *Adonis* ce même faisceau se divise en deux faisceaux : un faisceau médian et un faisceau prélatéral, mais contrairement à ce qui se passe chez les genres précédents le faisceau prélatéral reste indivis et joue le rôle d'un faisceau ovulaire.

A la lumière de ces faits, on voit donc que si l'on veut comparer les carpelles du type Helléborée à ceux du type Anémonée, il faut envisager non pas le nombre des faisceaux reçus par les carpelles mais bien les faisceaux à l'intérieur des carpelles. Il s'en suit que si l'on désigne les carpelles du type Helléborée sous le nom de carpelles à trois faisceaux, il est plus exact de dire carpelles à deux faisceaux en parlant de ceux du type Anémonée.

D'après Eames et Smith les carpelles à un faisceau dériveraient de carpelles à plusieurs faisceaux par suite de la fusion de ces derniers. A ce point de vue les carpelles des genres *Isopyrum* et *Adonis* représenteraient des stades intermédiaires de cette fusion des faisceaux carpellaires. D'autre part si nous appliquons cette hypothèse à la famille des Renonculacées, nous voyons que les Helléborées et les Paeoniées seraient plus anciennes que les Anémonées et les Renonculées.

Nous pensons pouvoir élever quelques objections au sujet de cette hypothèse :

a) Pour ne parler que des faisceaux carpellaires latéraux, nous n'avons jamais observé de fusion de ces faisceaux carpellaires ; au contraire chez de nombreux genres d'Helléborées, de même que dans le genre *Adonis* des Anémonées, les faisceaux en question dérivent de la division d'un faisceau que nous avons appelé faisceau prélatéral.

b) Si d'autre part, nous rapprochons cette même hypothèse des résultats, bien que fragmentaires, obtenus dans notre étude des trachéides, nous constatons qu'il n'y a pas concordance. En effet, si les trachéides constituent un caractère archaïque, pour qu'il y ait accord avec l'hypothèse

en question, on devrait trouver ces éléments surtout chez les Helléborées ; or on les observe surtout chez les Anémonées et chez le genre *Isopyrum* qui, de tous ceux des Helléborées, est précisément celui qui se rapproche le plus des Anémonées.

On peut donc supposer que les Anémonées seraient au contraire plus anciennes que les Helléborées. Les carpelles du type Helléborée dériveraient de carpelles du type Anémonée par suite de la division du faisceau prélatéral en deux faisceaux latéraux. Les genres *Adonis* et *Isopyrum* permettraient ainsi de suivre assez bien les stades de cette évolution. Quant aux tribus des Renonculées et des Paeoniées, il serait alors possible de les considérer comme des cas particuliers des Anémonées d'une part et des Helléborées d'autre part.

On voit donc que l'on peut faire dériver les carpelles du type Helléborée de ceux du type Anémonée et inversement. Quoi qu'il en soit de ces hypothèses, le seul fait certain est la présence dans la famille des Renonculacées de deux types de carpelles bien distincts quant à la nervation et au nombre des ovules, et entre lesquels les carpelles des genres *Isopyrum* et *Adonis* constituent des intermédiaires assez satisfaisants.

9° Trachéides.

Nous avons observé dans le bois secondaire des faisceaux floraux, et principalement chez les Anémonées, des trachéides à ponctuations du type réticulé avec tendance vers le type scalariforme dans certains cas. Ce caractère d'ordre structural que l'on trouve chez certains groupes de végétaux exclusivement fossiles est considéré par différents auteurs comme un caractère archaïque. La présence de ces éléments chez les Renonculacées constitue selon nous un argument en faveur du classement de cette famille parmi les plus anciennes des Angiospermes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Adlerz (E.). — Bidrag till fruktväggens anatomi hos *Ranunculaceae* (Orebro, 1884).
2. Baillon. — Histoire des Plantes (Paris, 1869, t. I).
3. Barcianu. — Die Blütenentwickelung der Onagraceen (Schenk u. Luerssen, Mittheil, aus. d. Bot., 1874, II).
4. Bechtel (A. R.). — The floral anatomy of the Urticales (Amer. Journ. of. Bot., 1921, vol. VIII, pp. 386-410).
5. Beille. — Recherches sur le développement floral des Disciflores (Thèse Fac. Sc. Paris, 1902).
6. Bentham et Hooker. — *Genera plantarum* (1862-1867, vol. I, pp. 1-10).
7. Berridge (E. M.). — The structure of the flowers of *Fagaceae* and its bearing on the affinities of the group (Ann. of Bot., 1914, vol. XXVIII, pp. 509-526).
8. Bessey (E. A.). — The comparative morphology of the pistils of the *Ranunculaceae*, *Alismaceae* and *Rosaceae* (Bot. Gaz., 1898, vol. XXVI, pp. 297-312).
9. Blaringhem (L.) et Miège (E.). — Etude anatomique des pailles de blé (Mémoires du Laboratoire de Biologie Agricole de l'Institut Pasteur, Mém. 2, Paris, 1914).
10. Bliss (M. E.). — The vessel in seed plants (Bot. Gaz., 1921, vol. LXXI, pp. 314-326).
11. Bonne (G.). — Recherches sur le pédicelle et la fleur des Rosacées (Thèse Fac. Sc., Paris, 1928).
12. Bonnier. — Etude sur l'anatomie et la physiologie des nectaires (Bul. Soc. Bot. France, 1878, t. XXV, p. 262).
13. Bonnier. — Anatomie de la Rose à prolifération centrale (Bull. Soc. Bot. France, 1881, t. XXVIII, p. 328).
14. Bonnier et Leclerc Du Sablon. — Cours de Botanique (Paris, 1923).
15. Boothroyd (L. E.). — The morphology and anatomy of the inflorescence and flower of the *Platanaceae* (Amer. Journ. of Bot., 1930, vol. XVII, pp. 678-693).
16. Boutineau. — De la fleur des Rosacées. Contribution à l'étude des ovaires infères (Thèse Fac. Pharm., Paris, 1883).

16 *bis*. Brouland (M.). — De l'existence de trachéides dans la fleur de quelques espèces de la famille des Renonculacées (C. R. Ac. Sc. Paris, 1934, t. 198, p. 2197).

17. Brown (F. B. H.). — Scalariform pitting a primitive feature in angiospermous secondary wood (Science, N. S., 1918, t. XLVIII, p. 16).
18. Bugnon. — La théorie du polymorphisme carpellaire et le cas des Légumineuses (Bull. Soc. Bot. France, 1925, t. LXXII, pp. 831-834).

19. Bugnon. — La théorie du polymorphisme carpellaire et le cas des *Drosera* (Bull. Soc. Bot. France, 1926, t. LXXIII, pp. 22-26).

20. Bugnon. — Valeur morphologique de l'ovaire infère chez les *Begonia* (Bull. Soc. Linn. Normandie, 1926, 7e série, t. IX, pp. 7-26).

21. Busse (A.). — Vergleichende Untersuchungen der Blüten-Kelch und Laubblätter der Ranunculaceen (Diss. Kiel, 1914).

22. De Candolle (A. P.). — Podromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis (Paris, 1824, pars prima, pp. 2-66).

23. De Candolle (A. P.). — Organogénie végétale ou description raisonnée des organes des plantes (Paris, 1827).

24. Cave. — Structure et développement du fruit (Ann. Sc. Nat. Bot., 1868, t. X, 5e série, pp. 123-130).

25. Celakovsky. — Ueber die Cupula und den Cupularfruchtknoten (Oesterr. Botan. Zeitschr., 24e année, 1874, pp. 358-370).

26. Chodat. — Principes de Botanique (Paris et Genève, 1911).

27. Coste. — Flore de la France (1923, t. 1er, pp. 17-56).

28. Dangeard (P. A.). — Recherches de morphologie et d'anatomie végétales (Le Botaniste, 1895, 1re série, pp. 175-266).

29. Duchartre. — Mémoire sur la fleur et plus particulièrement sur l'ovaire de l'*Œnothera suaveolens* (Ann. Sc. Nat. Bot., 1841, t. XVIII, 2e série, p. 339).

30. Eames (A. J.). — The vascular anatomy of the flower refutation on the theory of carpel polymorphism (Amer. Journ. of Bot., 1931, vol. XVIII, pp. 147-188).

31. Fisher (M. J.). — The morphology and anatomy to the flowers of the *Salicaceae* (Amer. Journ. of Bot., 1928, vol. XV, pp. 307-326 et 372-394).

32. Friedel (J.). — Sur l'anatomie de la fleur de *Passiflora Caerulea* (Revue gén. Bot., 1914, t. XXV *bis*, pp. 269-275).

33. Frotscher-Koch (M.). — Studies in the anatomy and morphology of the Composite flower (Amer. Journ. of Bot., 1930, vol. XVII, pp. 938-952 et 995-1010).

34. Gatin (Mme). — Recherches anatomiques sur le pédoncule et la fleur des Liliacées (Thèse Fac. Sc. Paris, 1920).

35. Gérard (R.). — La fleur et le diagramme des Orchidées (Thèse Fac. Pharm. Paris, 1879).

36. Gœbel. — Zur Entwickelungsgeschichte des unterständigen Fruchtknoten (Bot. Ztg., 1886, no 43, pp. 729-738).

37. Goffart (J.). — Recherches sur l'anatomie des feuilles dans les Renonculacées (Arch. Inst. Bot. Univ. Liége, 1900, vol. III).

38. Grelot. — Recherches sur le système libéro-ligneux floral des gamopétales bicarpellées (Thèse Fac. Sc. Paris, 1898 et Ann. Sc. Nat. Bot., 1897, 8e série, t. V).

39. Guérin (P.). — Recherches sur la structure anatomique de la fleur, du fruit et en particulier de la graine des Diptérocarpées (Bull. Soc. Bot. France, 1911, t. LVIII, pp. 9-17, 39-48 et 82-89).

40. Haber (J. M.). — The anatomy and the morphology of the flower of *Euphorbia* (Ann. of Bot., 1925, vol. XXXIX, pp. 657-707).

41. Haenlein. — Ueber die Entwickelung der Compositenblüthe (Dissert. inaug. Naumb., 1874).

42. Heinricher (E.). — Ueber einige im Laube dikotiler Pflanzen trokenen Standorten auftretende Einrichtungen (Bot. Centr., 1885, t. XXIII, pp. 25 et 56).

43. Henslow. — On the vascular Systems of floral organs, an their importance in the interpretation of the morphology of flowers (Journ. of the Linnean Society, London, 1891, t. XXVIII, pp. 152-196).

44. Huisgen. — Untersuchungen über die Entwickelung der Placenten (Diss. inaug. Bonn, 1873).

45. Hutchinson (J.). — The phylogeny of flowering plants (Proc. Intern. Congress, Ithaca, 1926, t. I, p. 413).

46. Judson (J. E.). — The morphology and vascular anatomy of the pistillate flower of the cucumber (Amer. Journ. of Bot., 1929, vol. XVI, pp. 69-86).

47. Koehne. — Ueber Blütenentwickelung bei den Compositen (Dissert. Berlin, 1869).

48. Kruger (P.). — Die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihren Beziehungen zu Clima und Standort (Flora, 1883, p. 435).

49. Kumazawa (M.). — Studies on the structure of japanese species of *Ranunculus* (Journ. of Fac. of Sc. Imp. Univ. of Tokyo, 1930, sect. III, vol. II, part. 3, pp. 297-343).

50. Lemesle (R.). — De l'ancienneté des caractères anatomiques des Magnoliacées (Rev. Gén. Bot., 1933, n° 536, t. 45, pp. 341-354).

51. Lemesle (R.). — Etude anatomique du genre *Calligonum* L. (Ann. Sc. Not. Bot., 1934, 10e série, t. XVI, pp. 5-63).

52. Lenfant (C.). — Contribution à l'anatomie des Renonculacées : le genre *Delphinium* (Arch. Inst. Bot. Univ. Liége, 1897, vol. I).

53. Lestoubidois. — Carpographie anatomique (Ann. Sc. Nat. Bot., 1854, t. II, 4e série, pp. 223-233).

54. Lignier. — Explication de la fleur des Fumariacées d'après son anatomie (C. R. Ac. Sc., Paris, 1896, t. CXXII, p. 630).

55. Lignier. — Explication de la fleur des Crucifères d'après son anatomie (C. R. Ac. Sc., Paris, 1896, t. CXXII, p. 670).

56. Lignier. — Documents anatomiques sur les Renonculacées (Bull. Soc. Bot. France, 1906, t. LIII, p. 98 ; 5e Mémoire publié par la Société).

57. Lonay (H.). — Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Structure des péricarpes et des spermodermes (Arch. Inst. Bot. Univ. Liège, 1901, vol. III).

58. Lutz. — Sur deux roses prolifères (Bull. Soc. Bot. France, 1898, t. VL, pp. 386-388).

59. Magnus. — Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Naias* (Berlin, 1870).

60. Mansion (A.). — Contribution à l'anatomie des Renonculacées : Le *Thalictrum flavum* L. (Arch. Inst. Bot. Univ. Liége, 1897, vol. I).

61. Marié. — Recherches sur la structure des Renonculacées (Thèse Fac. Sc. Paris, 1885 et Ann. Sc. Nat. Bot., 1885, t. XX, 6e série, pp. 5-180).

62. Meyer (A.). — Ranunculaceen Beiträge zur Anatomischen Systematik (Botan. Hefte, 1885, 1er Heft, pp. 3-50).

63. Naudin. — Observations relatives à la nature des vrilles et la structure de la fleur chez les Cucurbitacées (Ann. Sc. Nat. Bot., 1885, t. IV, 4e série, pp. 5-19).

64. Nihoul (E.). — Contribution à l'étude anatomique des Renonculacées. *Ranunculus arvensis* L. (Mémoires in-4° publiés par l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux arts de Belgique, 1891, t. LII).

65. Parkin (J.). — The glossy petal of *Ranunculus* (Ann. of. Bot., 1928, vol. XLII, pp. 739-755).

66. Payer. — Traité d'organogénie comparée de la fleur (Paris, 1857).

67. Pfeffer. — Zur Blüthenentwickelung der Primulaceen und Ampelideen (Jahrb. f. W. Bot., t. VIII, 1869).

68. Pitard. — Recherches sur l'anatomie comparée des pédicelles floraux et fructifères (Thèse Fac. Sc. Paris, 1899).

69. Prantl (K.). — Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen (Bot. Jahrb., 1887, Bd 9).

70. Prantl (K.). — *Ranunculaceae*. Englers natürliche Pflanzenfamilien (Teil 3, Abt. 2, 1891).

71. Reuther. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Blüthe (Bot. Ztg., 1876).

72. Saunders (E. R.). — The inferior ovary (The New Phyt., 1925, t. XXIV, pp. 179-185).

73. Saunders (E. R.). — On carpel polymorphism (Ann. of Bot., 1925, t. XXXIX, pp. 123-167).

74. Saunders (E. R.). — On carpel polymorphism (Ann. of Bot., 1927, t. XLI, pp. 569-627).

75. Saunders (E. R.). — Illustrations of carpel polymorphism (The New Phyt., 1928, vol. XXVII, pp. 47-60).

76. Saunders (E. R.). — On carpel polymorphism (Ann. of Bot., 1929, vol. XLIII, pp. 459-481).

77. Saunders (E. R.). — On carpel polymorphism (Ann. of Bot., 1931, vol. VL, pp. 91-110).

78. Saunders (E. R.). — On carpel polymorphism (Ann. of Bot., 1932, vol. XLVI, pp. 240-288).

79. Saunders (E. R.). — On carpel polymorphism (Ann. of Bot., 1934, vol. XLVIII, pp. 643-692).

80. Schleiden. — Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik (Leipzig, 1849, pp. 250-314).

81. Schmitz. — Die Blüthenentwickelung der Piperaceen (Hanslein's Bot. Abhandl., 1872, t. II).

82. Smith (G. H.). — Vascular anatomy of Ranalian flowers I *Ranunculaceae* (Bot. Gaz., 1926, vol. LXXXII, pp. 1-29).

83. Smith (G. H.). — Vascular anatomy of Ranalian flowers II *Ranunculaceae* (continued), *Menispermaceae*, *Calycanthaceae*, *Annonaceae* (Bot. Gaz., 1928, vol. LXXXV, pp. 152-177).

84. Solereder (H.). — Systematische Anatomie der Dicotyledonen (Stuttgart, 1899, pp. 16-23).

85. Solereder (H.). — Ergänzungsband zu Systematische Anatomie der Dicotyledonen (Stuttgart, 1908, pp. 1-3).

86. Sterckx (R.). — Contribution à l'anatomie des Renonculacées : La tribu des Clématidées (Arch. Inst. Bot. Univ. Liége, 1897, vol. I).

87. Thompson (W. P.). — Independent evolution of vessels in Gnetales and Angiosperms (Bot. Gaz., 1918, vol. LXV, pp. 83-90).

88. Thompson (W. P.). — The relationships of the different types of angiospermic vessels (Ann. of Bot., 1923, vol. XXXVII, pp. 183-192).

89. Trécul. — Observations sur les fruits des *Prismatocarpus speculum* et *hybridus* et sur celui des Crucifères (Ann. Sc. Nat. Bot., 1843, t. XX, 2e série, pp. 339-344).

90. Trécul. — Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens (Ann. Sc. Nat. Bot., 1881, t. XII, 6e série, pp. 251-381).

91. Van Tieghem. — Recherches sur la structure du pistil (Ann. Sc. Nat. Bot., 1868, t. IX, 5e série, pp. 127-226) et (1re partie du Mémoire auquel l'Académie des Sciences a décerné le prix Bordin dans sa séance publique du 18 mai 1868) et (Mémoire des savants étrangers, 1871, t. XXI, 2e série).

92. Van Tieghem. — Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées (Ann. Sc. Nat. Bot., 1868, t. X, 5e série, pp. 269-304).

93. Van Tieghem. — Anatomie de la fleur des Santalacées, Primulacées (Ann. Sc. Nat. Bot., 1869, t. XII, 5e série, pp. 329-346).

94. Van Tieghem. — Anatomie de la Rose et en général caractères anatomiques des axes invaginés (Bull. Soc. Bot. France, 1878, t. XXV, pp. 309-315).

95. Van Tieghem. — Traité de Botanique (Paris, 1884).

96. Van Tieghem. — Sur l'existence de feuilles sans méristèle dans la fleur de certaines phanérogames (Revue gén. Bot., 1896, t. VIII, n° 96, pp. 481-490).

97. Van Tieghem. — Sur les Dicotylédones du groupe des Homoxylées (Journ. de Bot., 1900, t. XIV, pp. 259-297 et 330-360).

98. Vesque. — Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des Capparées (Ann. Sc. Nat. Bot., 1882, t. XIII, 6e série, pp. 47-135).

99. Vidal. — Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales (Thèse Fac. Sc. Paris, 1900).

100. Warming. — De l'ovule (Ann. Sc. Nat., 1877, t. V, 6e série, pp. 176-266).

101. Wieland (G. R.). — American Fossils Cycads (Washington, 1916, II).

102. Wieland (G. R.). — Antiquity of the Angiosperms (Proc. Intern. Congress, Ithaca, 1926, I, p. 429).

103. Worsdell (W. C.). — A study of the vascular system in certain orders of the Ranales (Ann. of Bot., 1908, vol. XXII, pp. 651-682).

PLANCHE I

PLANCHE I

Microphotographies.

Fig. 1. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de pédicelle montrant les deux sortes de faisceaux pédicellaires : caulinaires et secondaires. Gr. : 50.

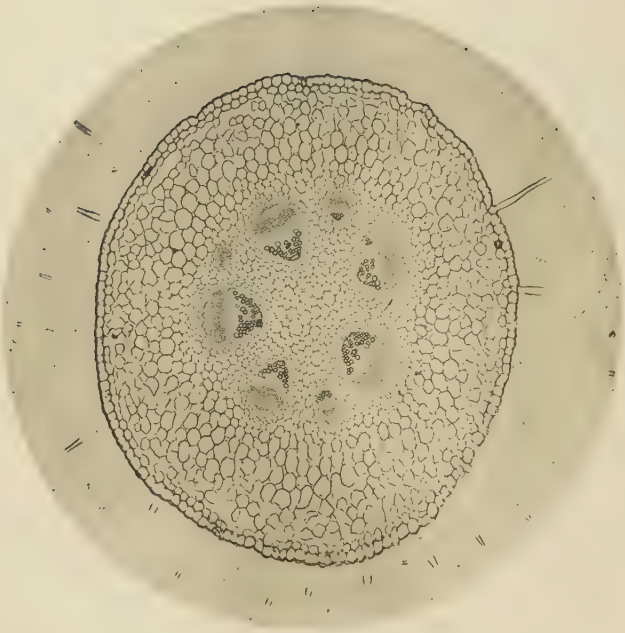
Fig. 2. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires. Chaque sépale est innervé par 3 ou 2 faisceaux sépalaires. Gr. : 50.

Fig. 3. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux pétalaires. Gr. : 50.

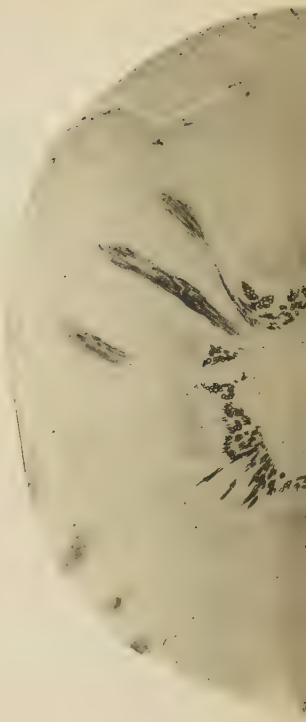
Fig. 4. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux staminaux. Gr. : 50.

Fig. 5. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de l'axe floral un peu au-dessus du niveau des dernières étamines. Les faisceaux de l'axe floral forment un anneau libéro-ligneux presque complet. Gr. : 50.

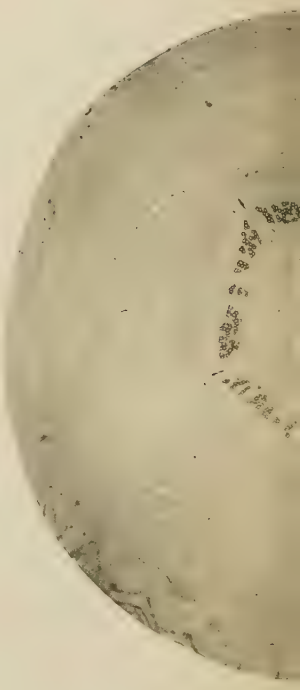
Fig. 6. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de l'axe floral à la base des carpelles. L'anneau libéro-ligneux se désagrège pour donner les faisceaux carpellaires prélatéraux et médians. Gr. : 50.

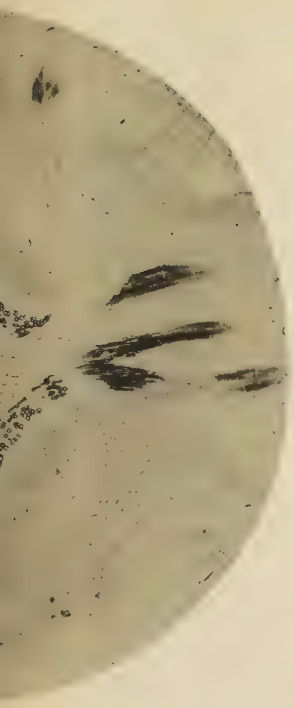


1

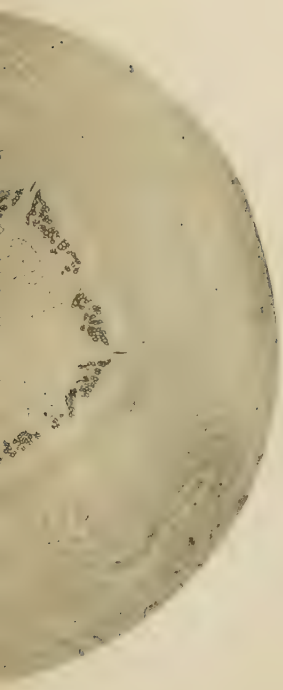


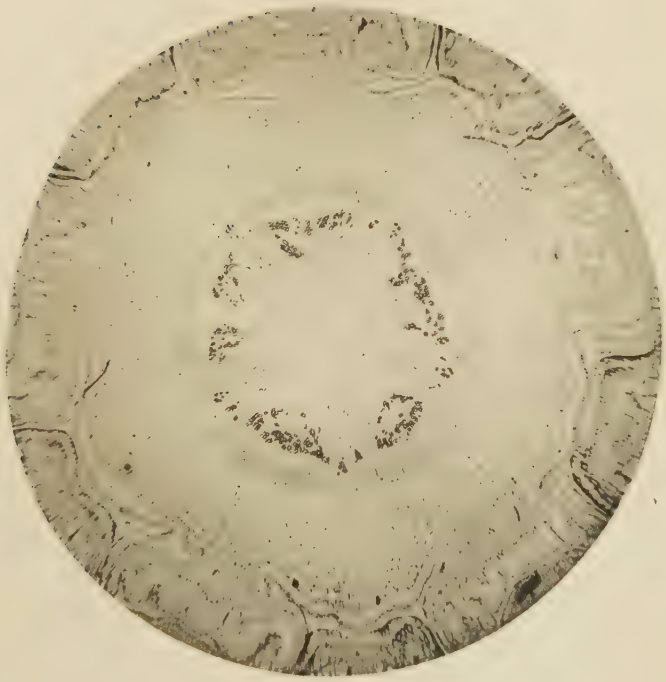
4





3





6

G. Boüan, imp. Paris 893

PLANCHE II

PLANCHE II

Microphotographies.

Fig. 1. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de l'axe floral à la base des carpelles (à un niveau légèrement supérieur à celui de la coupe représentée dans la Fig. 6, Pl. I) montrant la formation des faisceaux carpellaires latéraux. Gr. : 50.

Fig. 2. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de carpelles montrant la division incomplète des faisceaux carpellaires latéraux. Gr. : 50.

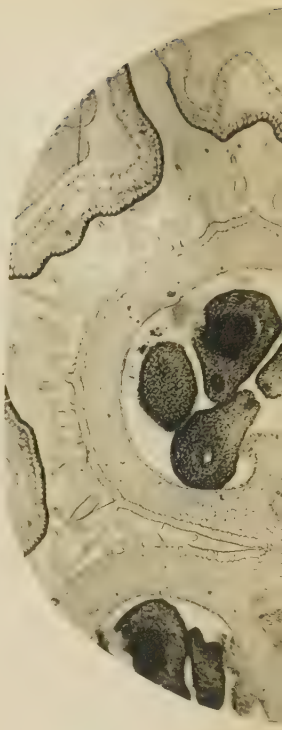
Fig. 3. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe transversale de carpelles montrant un faisceau ovulaire et des branches transversales données par les faisceaux carpellaires latéraux. Gr. : 50.

Fig. 4. — *Aquilegia vulgaris* L. Coupe longitudinale tangentielle de l'axe floral, montrant la division d'un faisceau caulinaire, de même que la concentration des faisceaux de l'axe floral à la base des carpelles dans la partie supérieure de la coupe. Gr. : 50.

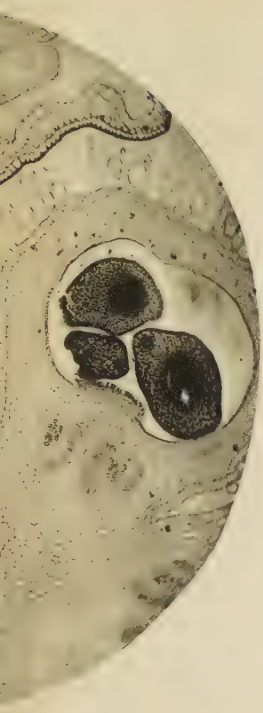
Fig. 5. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupe transversale de pédicelle. Gr. : 50.

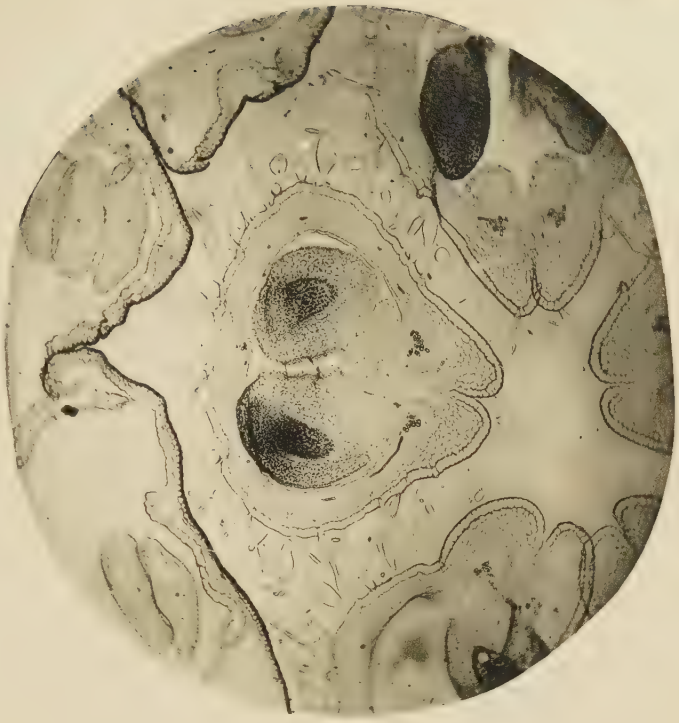
Fig. 6. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires. Chaque sépale est innervé par trois faisceaux sépalaires. Gr. : 50.

1



4





3

6

G. Boüan, imp. Paris

PLANCHE III

PLANCHE III

Microphotographies.

Fig. 1. — *Nigella diversifolia* Franch. Fragment de coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux pétalaires, montrant deux de ces derniers se divisant en trois branches principales. Gr. : 50.

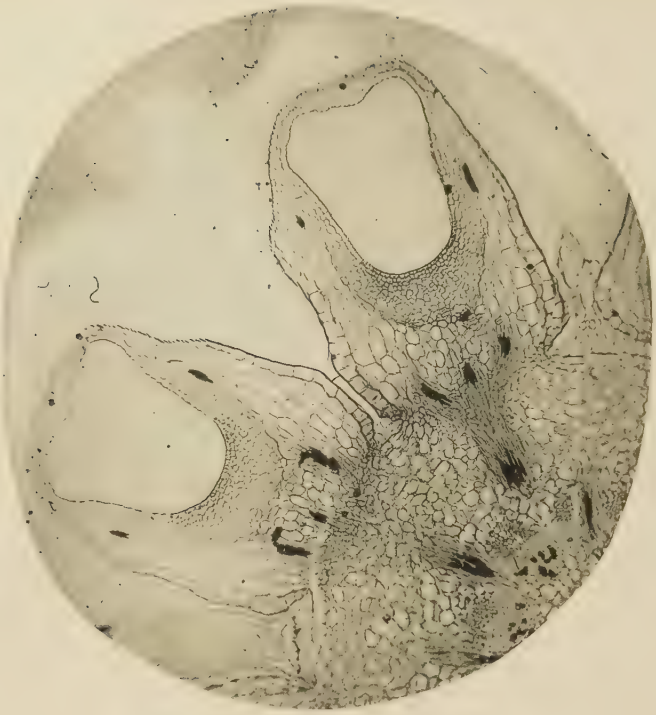
Fig. 2. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux staminaux. Gr. : 50.

Fig. 3. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupe transversale de l'axe floral à la base des carpelles. On remarque les faisceaux carpellaires latéraux et médians et la réduction du bois des faisceaux de même que dans la figure précédente. Gr. : 50.

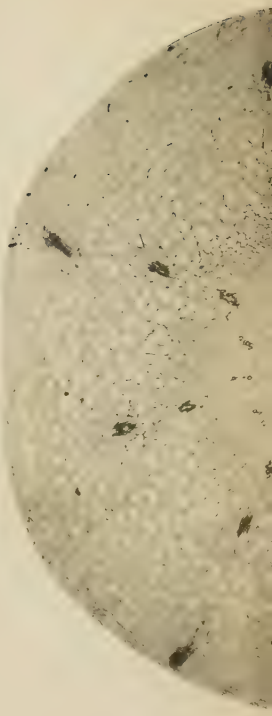
Fig. 4. — *Nigella diversifolia* Franch. Coupe transversale des carpelles montrant la division des faisceaux carpellaires latéraux. Gr. : 50.

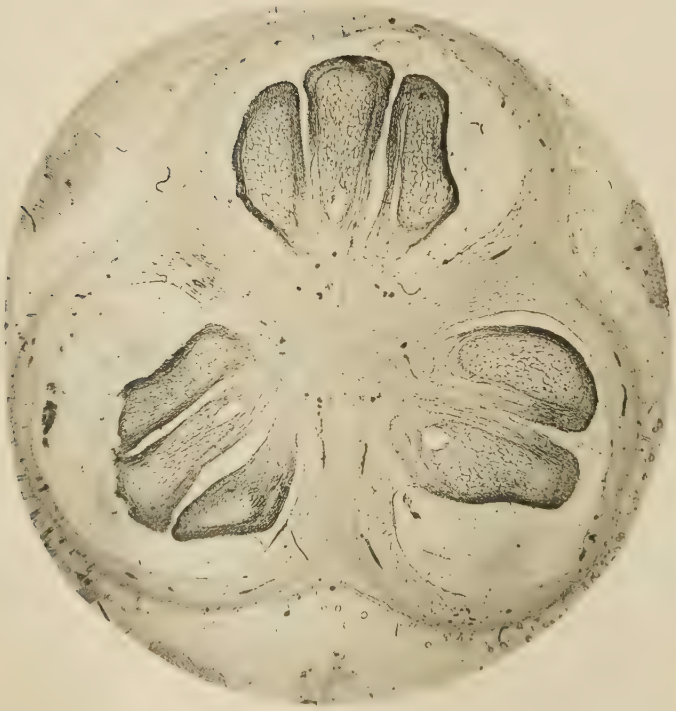
Fig. 5. — *Aconitum Lycoctonum* L. Coupe transversale de carpelles montrant la division des faisceaux carpellaires latéraux. Gr. : 50.

Fig. 6. — *Isopyrum fumarioides* L. Coupe longitudinale de l'axe floral passant sensiblement par le centre. On remarque le départ de quelques faisceaux carpellaires qui donneront ultérieurement les faisceaux carpellaires latéraux et médian. Gr. : 50.

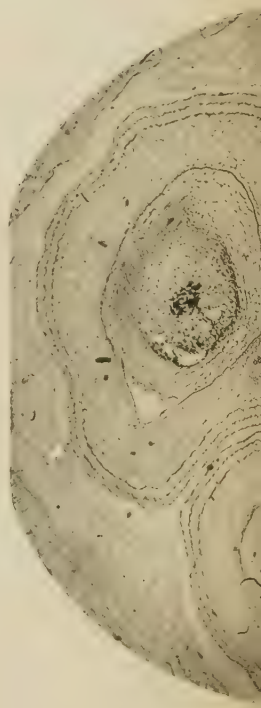


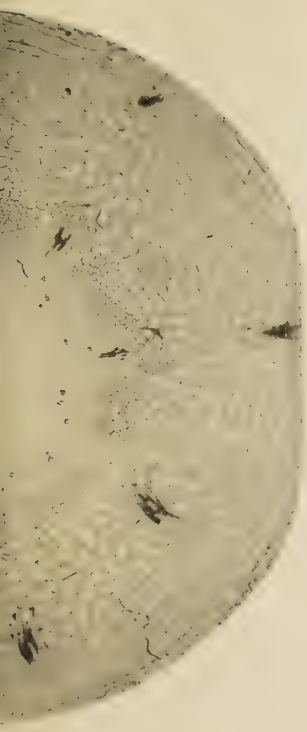
1

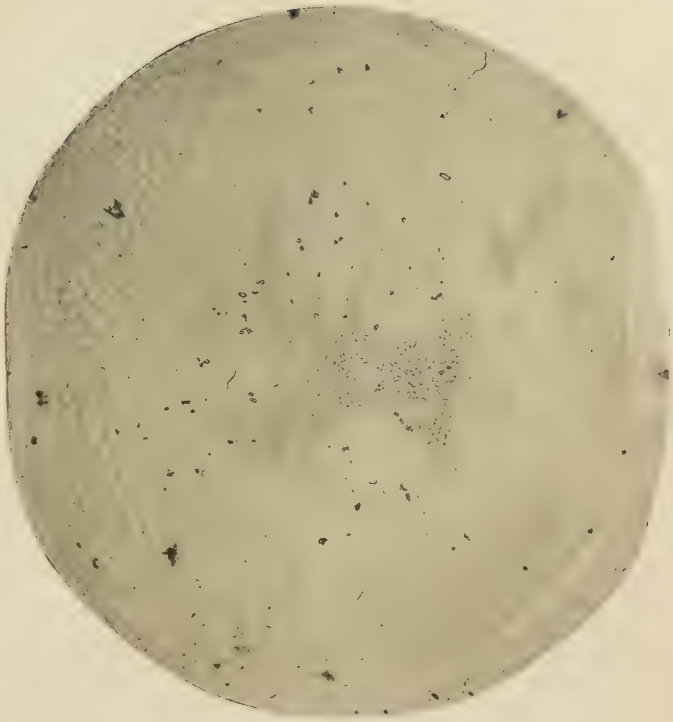




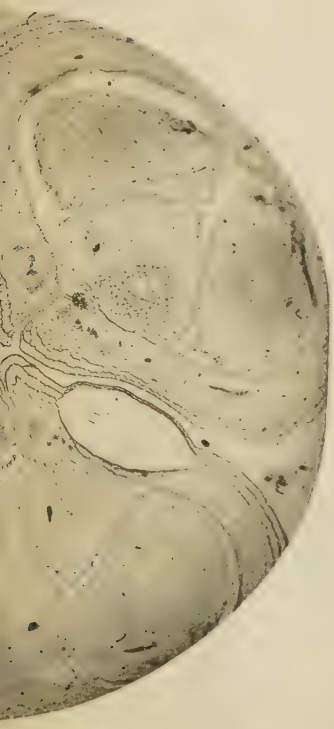
4

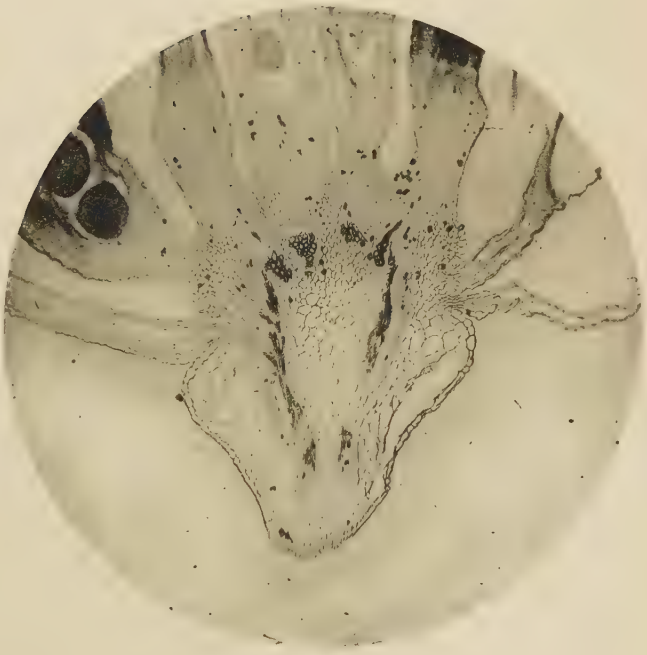






3





6

G. Boüan, imp. Paris

PLANCHE IV

PLANCHE IV

Microphotographies.

Fig. 1. — *Aconitum Lycoctonum* L. Coupe transversale de l'axe floral montrant les deux faisceaux pétalaires postérieurs. Gr. : 50.

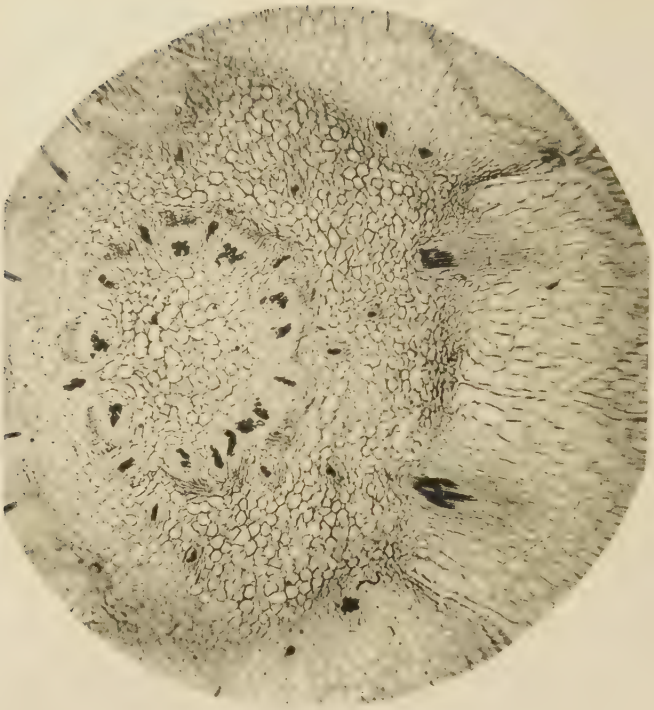
Fig. 2. — *Delphinium Ajacis* L. Coupe transversale de l'axe floral montrant les deux faisceau pétalaires postérieurs. Gr. : 50.

Fig. 3. — *Anemone nemorosa* L. Coupe transversale de pédicelle. Gr. : 50.

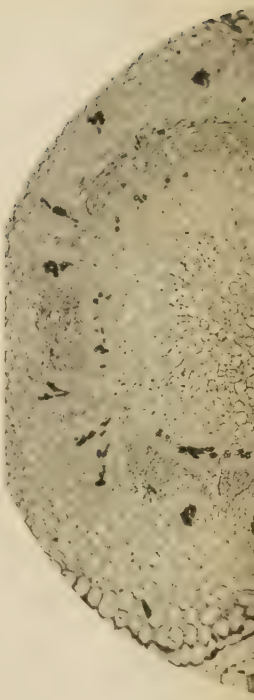
Fig. 4. — *Anemone nemorosa* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau du point de départ des faisceaux sépalaires. Gr. : 50.

Fig. 5. — *Anemone nemorosa* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux staminaux. Gr. : 50.

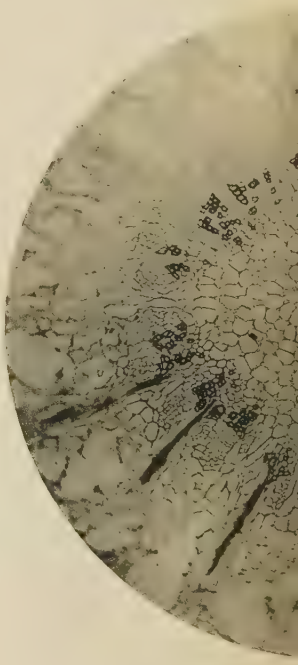
Fig. 6. — *Anemone nemorosa* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des dernières étamines. Gr. : 50.

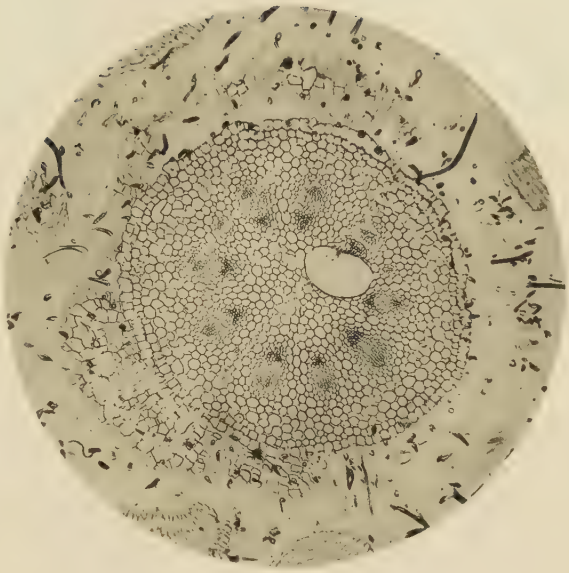


1

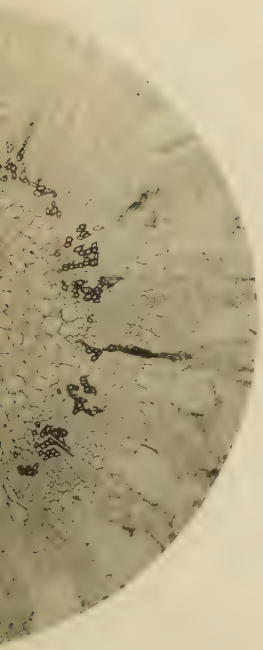


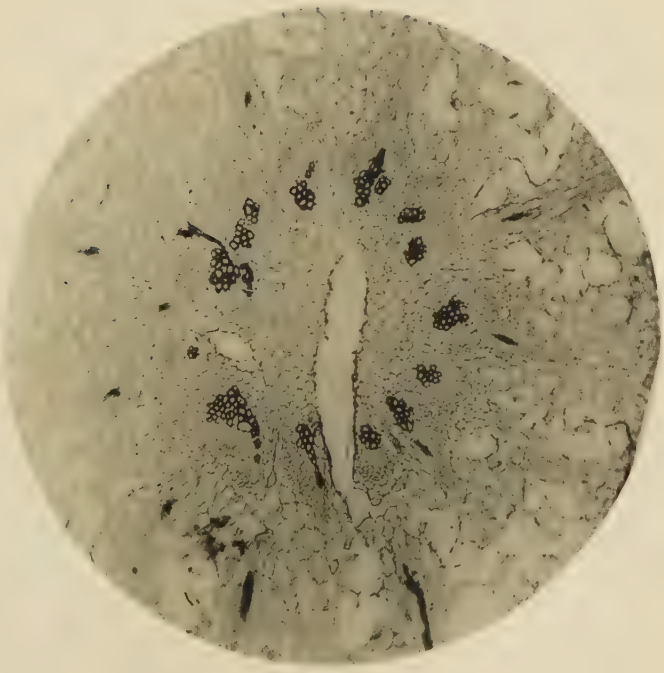
4





3





6

G. Bollan, imp. Paris

PLANCHE V

PLANCHE V

Microphotographies.

Fig. 1. — *Anemone nemorosa* L. Coupe longitudinale de l'axe floral passant sensiblement par le centre, et montrant des faisceaux se rendant dans différentes pièces florales. Gr. : 50.

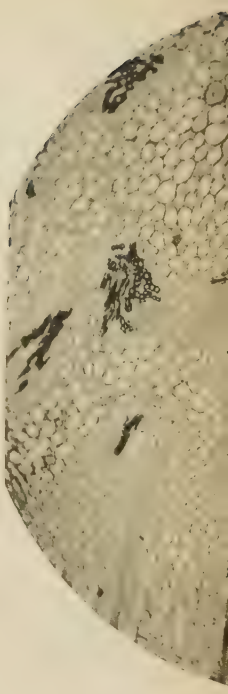
Fig. 2. — *Anemone japonica* Sieb. et Zucc. Fragment de coupe transversale de l'axe floral montrant la formation d'une partie des faisceaux sépalaires d'un même sépale. Gr. : 50.

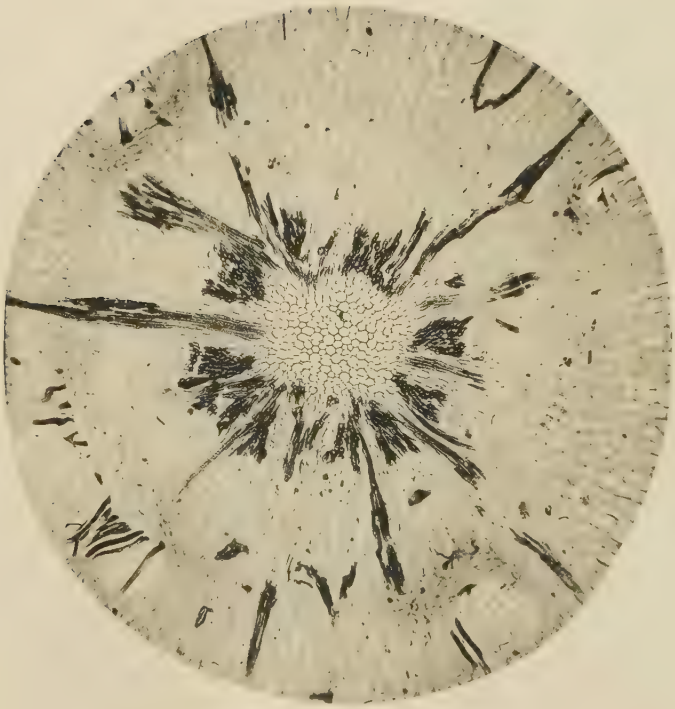
Fig. 3. — *Clematis Vitalba* L. Coupe transversale de pédicelle. Gr. : 50.

Fig. 4 et Fig. 5. — *Clematis Vitalba* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires. Chaque sépale est innervé par trois faisceaux sépalaires. Gr. : 50.

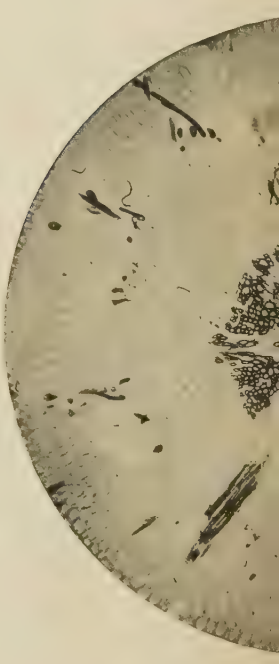
Fig. 6. — *Clematis Vitalba* L. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des dernières étamines. Les faisceaux de l'axe floral vont se rendre dans les carpelles et constituer ainsi les faisceaux carpellaires. Gr. : 50.

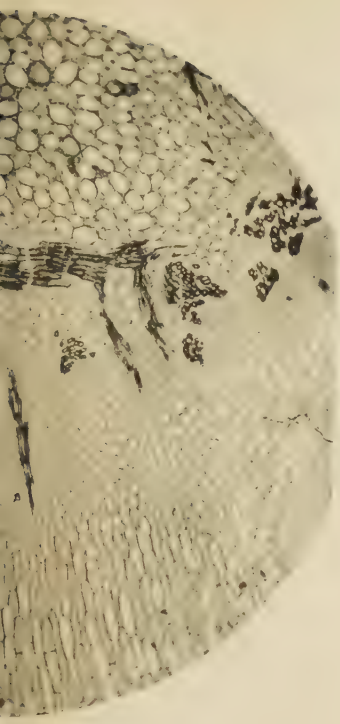
1



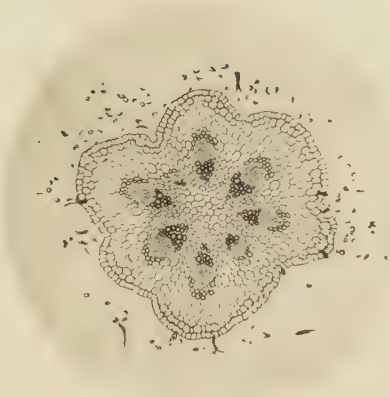


4

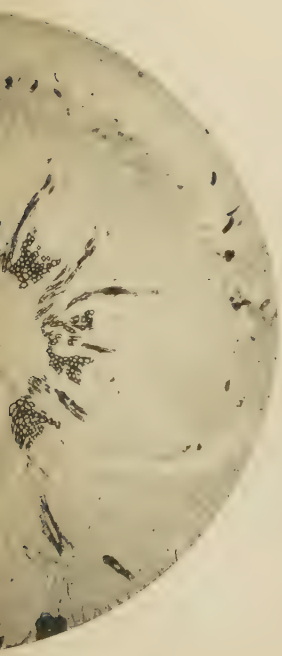




2



3



6

G. Boüan, imp. Paris

PLANCHE VI

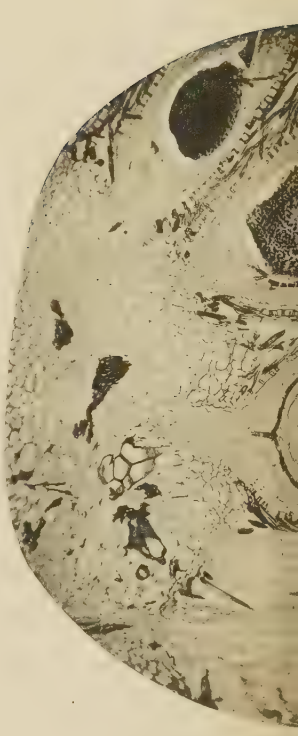
PLANCHE VI

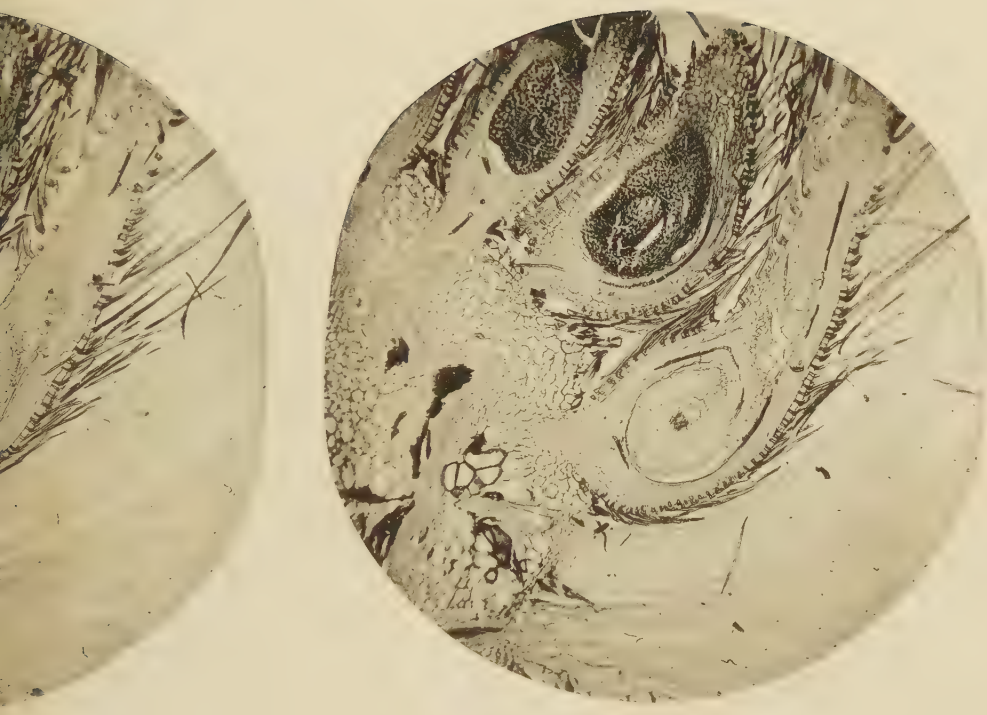
Microphotographies.

Fig. 1. — *Clematis Vitalba* L. Coupe longitudinale de l'axe floral passant sensiblement par le centre, et montrant un faisceau carpellaire entouré à son point de départ par un manchon de trachéides aquifères. Gr. : 50.

Fig. 2 et 3. — *Clematis heracleaefolia* D. C. Coupes longitudinales de carpelles montrant la division du faisceau carpellaire en deux faisceaux : un faisceau carpellaire prélatéral ou faisceau ovulaire qui innerve l'ovule et un faisceau carpellaire médian qui se dirige dans le style. Au-dessus de l'ovule fertile normalement développé on remarque les ovules rudimentaires. Gr. : 50.

1





3

Imp. G. Boüan, Paris.

PLANCHE VII

PLANCHE VII

Microphotographies.

Fig. 1. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe transversale de pédicelle montrant les deux sortes de faisceaux pédicellaires : caulinaires et secondaires. Gr. : 50.

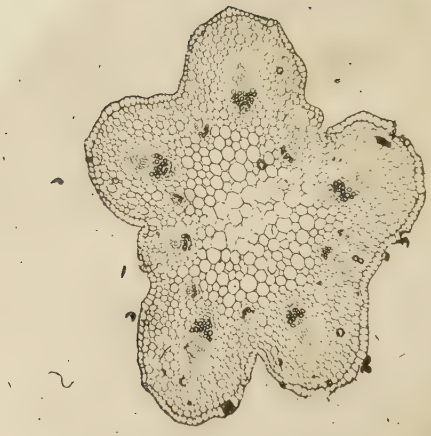
Fig. 2. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe transversale de pédicelle montrant deux faisceaux caulinaires en voie de division. Gr. : 50.

Fig. 3. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires. Chaque sépale est innervé par deux ou trois faisceaux sépalaires. On peut remarquer les cinq faisceaux P formés par la fusion des faisceaux latéraux adjacents résultant des divisions des faisceaux caulinaires. Gr. : 50.

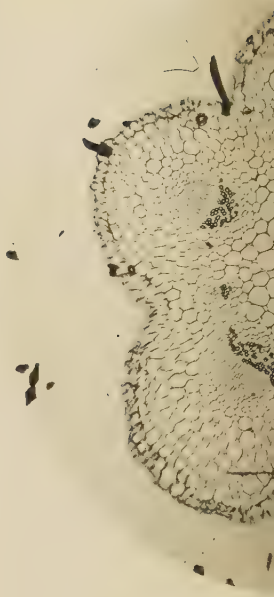
Fig. 4. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux pétalaires. Chaque pétale est innervé par un seul faisceau pétalaire qui se divise en trois branches principales. Gr. : 50.

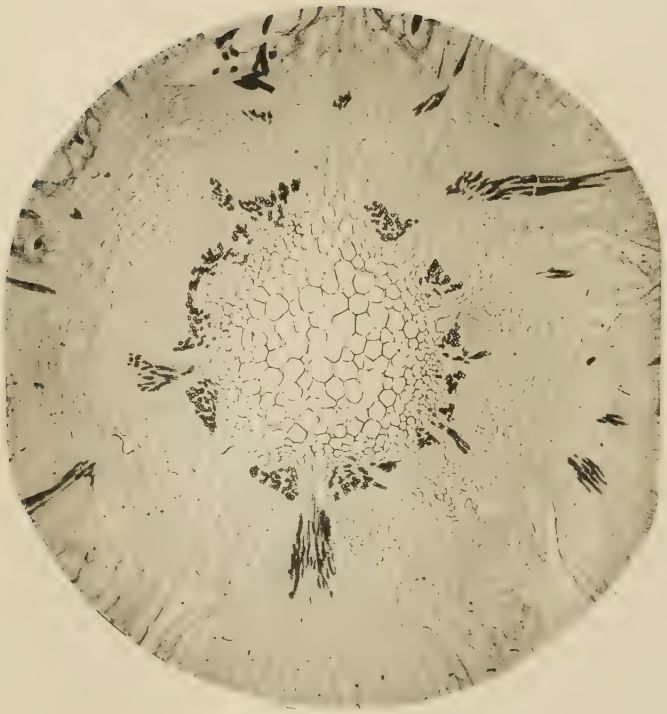
Fig. 5. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux staminaux. Chaque étamine est innervée par un seul faisceau staminal qui reste indivis. Gr. : 50.

Fig. 6. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des carpelles. Gr. : 50.

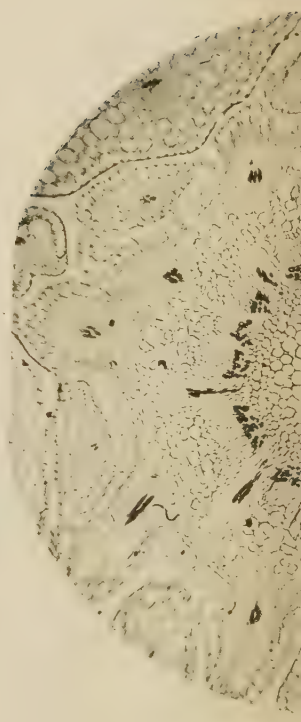


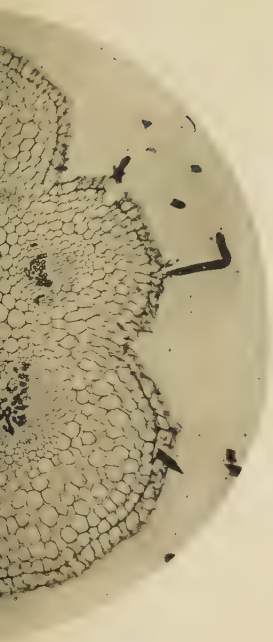
1

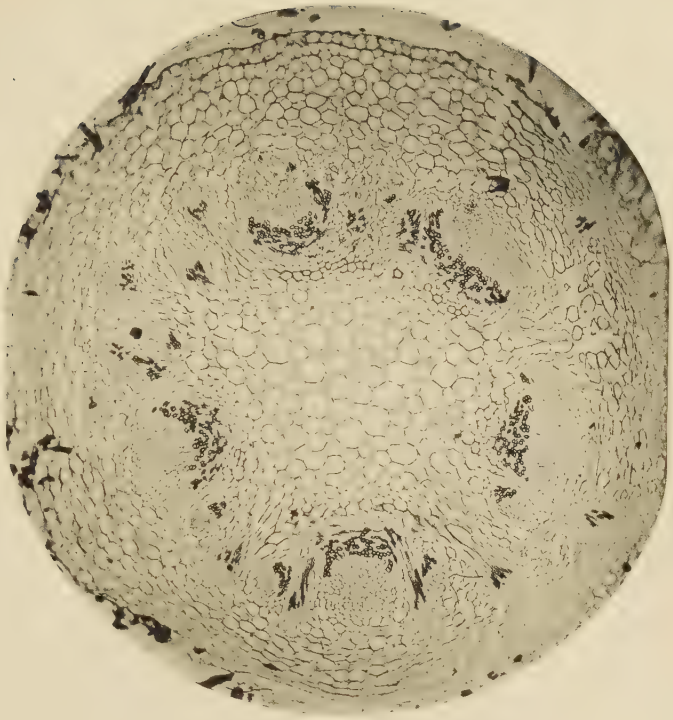




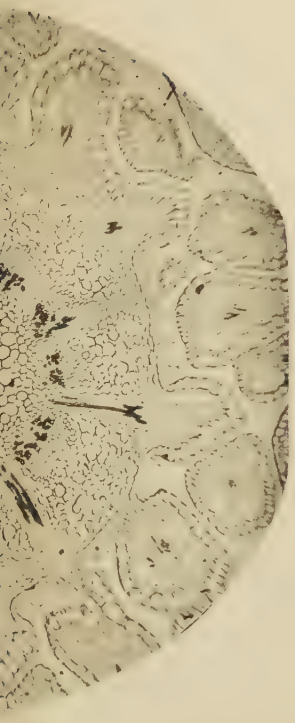
4

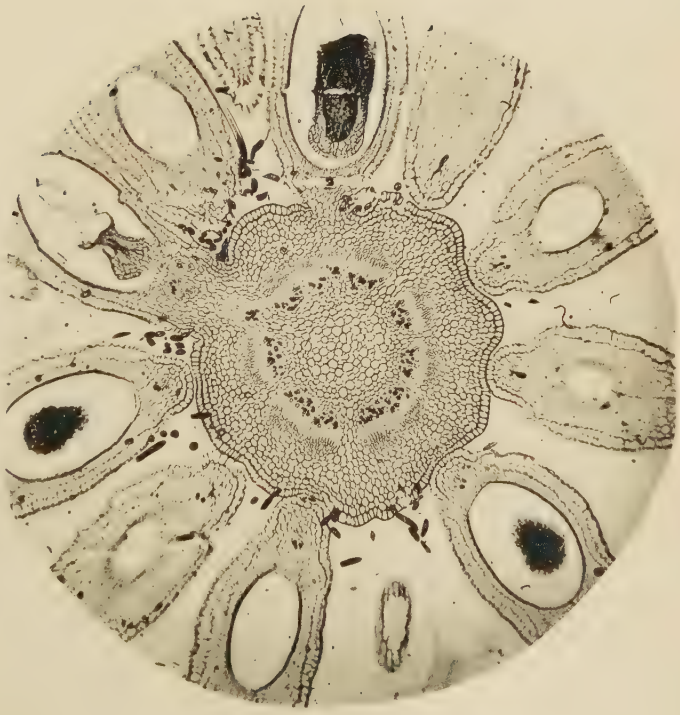






3





6

G. Boüan, imp. Paris

PLANCHE VIII

PLANCHE VIII

Microphotographies.

Fig. 1 et 2. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupes transversales de l'axe floral au niveau des carpelles. On remarque des carpelles coupés transversalement à différents niveaux, de même que deux faisceaux prélatéraux ou ovulaires et la formation de faisceaux carpellaires secondaires aux dépens des précédents. Gr. : 50.

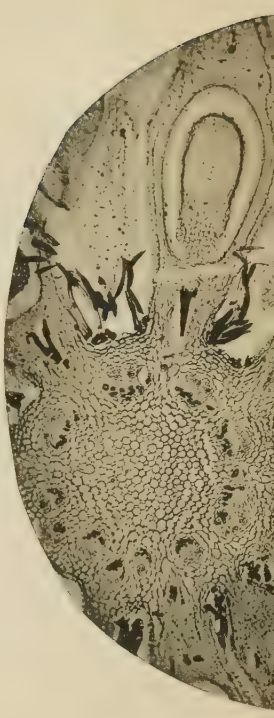
Fig. 3. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe longitudinale tangentielle de l'axe floral dans sa partie inférieure, montrant la division de deux faisceaux caulinaires et la formation d'un faisceau P. Gr. : 50.

Fig. 4. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe longitudinale tangentielle de l'axe floral montrant la division de deux faisceaux caulinaires ainsi que la formation de deux faisceaux P et des faisceaux staminaux. Gr. : 50.

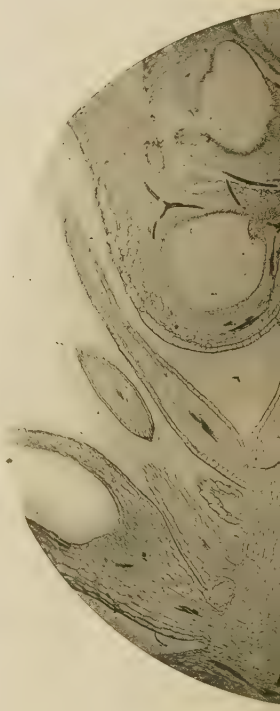
Fig. 5. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe longitudinale de l'axe floral passant sensiblement par le centre montrant le départ d'un faisceau carpellaire et la nervation d'une étamine supérieure par un faisceau récurrent. Gr. : 35.

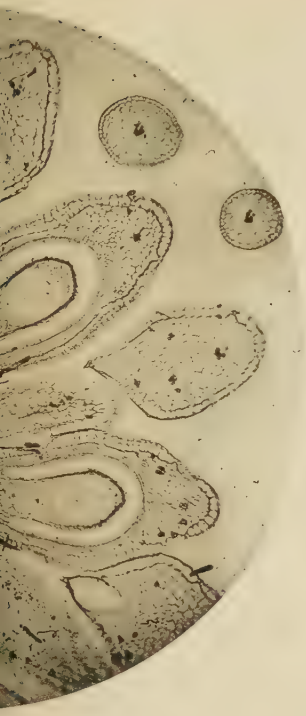
Fig. 6. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe longitudinale de carpelle montrant la division du faisceau carpellaire en deux faisceaux : un faisceau carpellaire prélatéral ou faisceau ovulaire qui innerve l'ovule et un faisceau carpellaire médian qui se dirige dans le style. Gr. : 50.

1

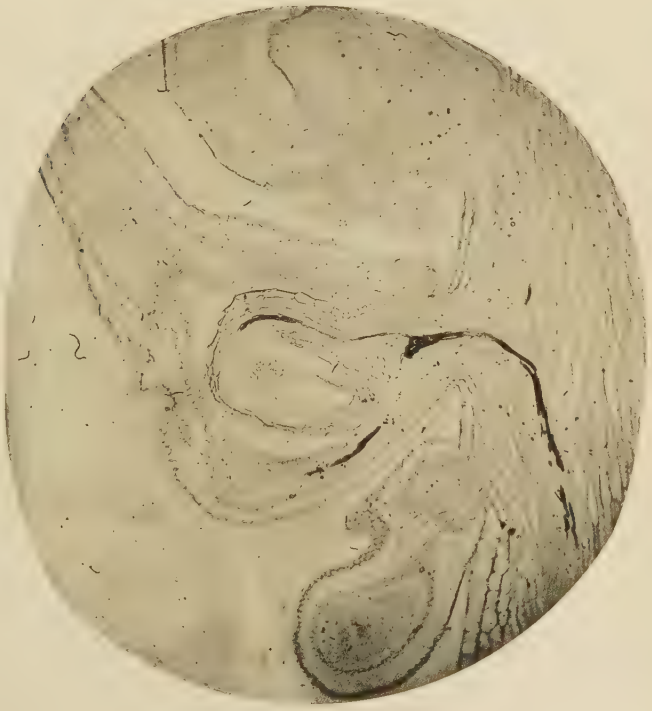


4





3



6

Imp. G. Boëan, Paris.

PLANCHE IX

PLANCHE IX

Microphotographies.

Fig. 1. — *Ranunculus nemorosus* D. C. Coupe longitudinale de carpelle montrant la fusion de deux faisceaux carpellaires secondaires donnés respectivement par le faisceau médian et le aisceau ovulaire. Gr. : 50.

Fig. 2. — *Ranunculus lomatocarpus* Fisch. et Mey. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires. Chaque sépale est innervé par un seul faisceau sépalaire qui se divise très tôt en trois branches. Gr. : 50.

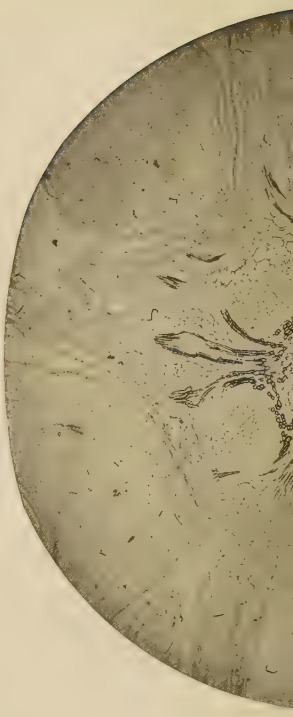
Fig. 3. — *Ranunculus lomatocarpus* Fisch. et Mey. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux pétalaires. Chaque pétale est innervé par un seul faisceau pétalaire dont la division en trois branches est plus tardive que celle du faisceau sépalaire. Gr. : 50.

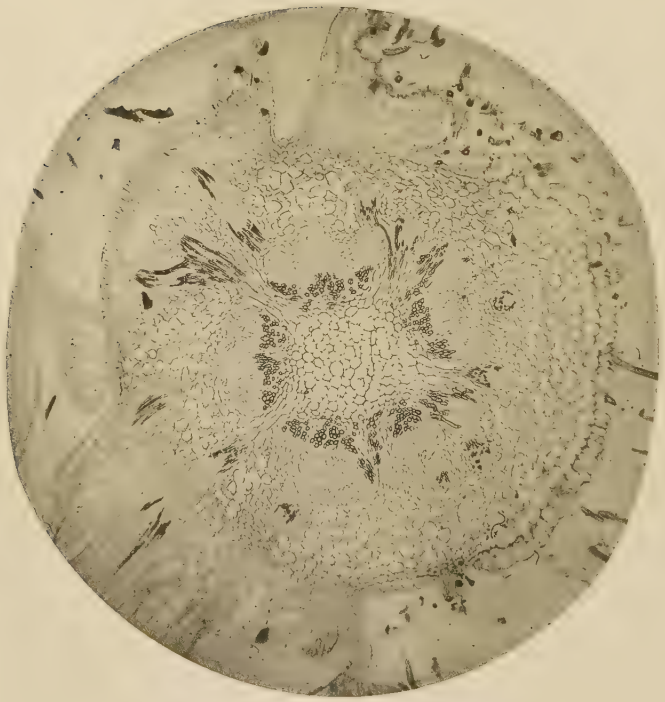
Fig. 4. — *Ranunculus velutinus* Tenore. Coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires. Les sépales sont innervés par deux ou trois faisceaux sépalaires. Gr. : 50.

Fig. 5. — *Paeonia obovata* Maxim. Fragment de coupe transversale de pédicelle, montrant à l'intérieur de la couronne des faisceaux pédicellaires les petits faisceaux donnés par ces derniers et qui en se fusionnant donneront ultérieurement les faisceaux carpellaires latéraux. Gr. : 35.

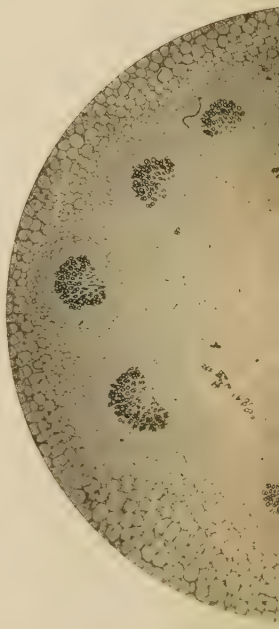
Fig. 6. — *Paeonia obovata* Maxim. Fragment de coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires et montrant les faisceaux carpellaires latéraux. Gr. : 35.

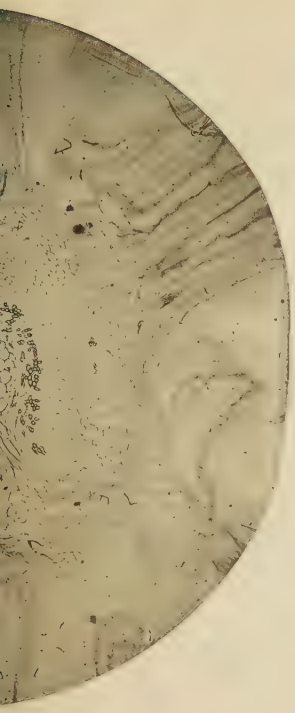
1

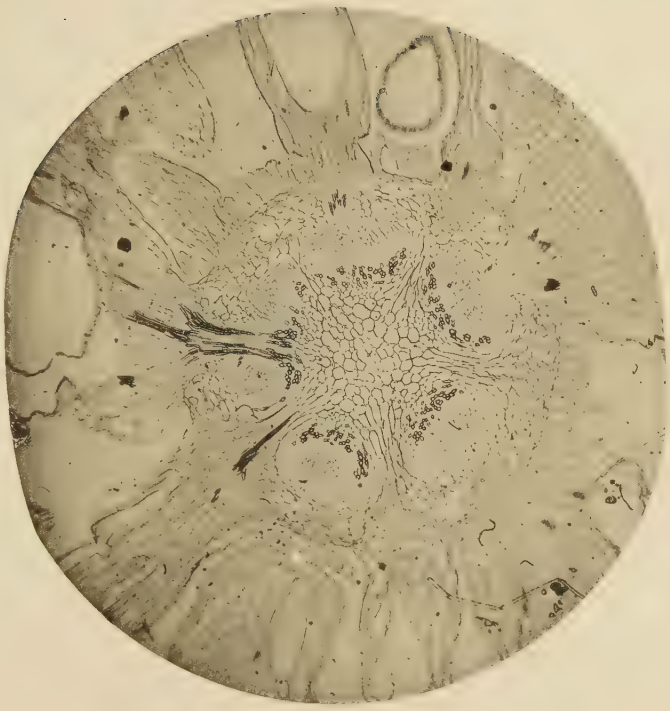




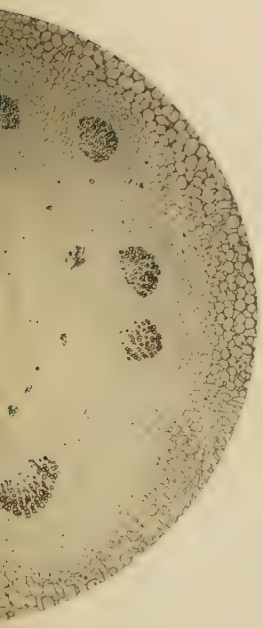
4

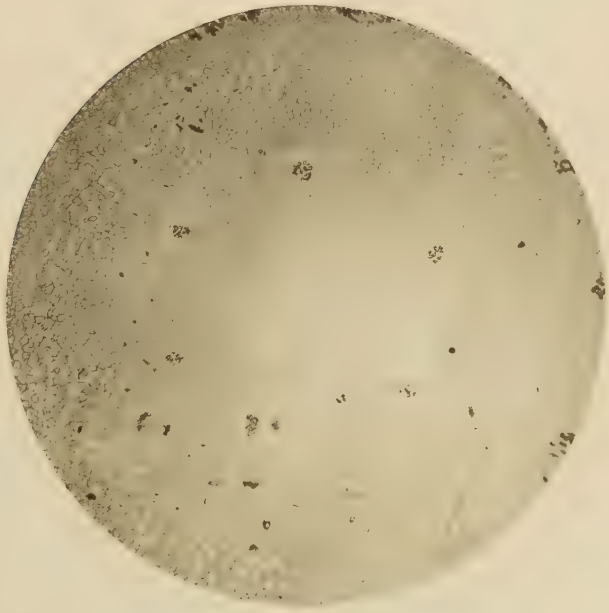






3





6

Imp. G. Boüan, Paris.

PLANCHE X

PLANCHE X

Microphotographies.

Fig. 1. — *Paeonia Delavayi* Franch. Fragment de coupe transversale de l'axe floral montrant les ramifications d'un faisceau sépalaire. Gr. : 35.

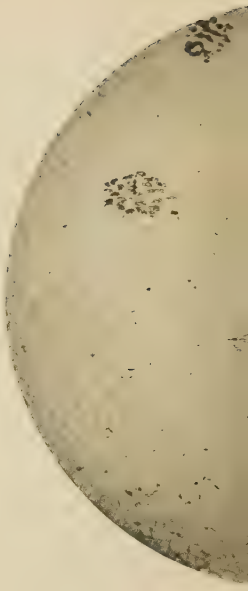
Fig. 2. — *Paeonia Delavayi* Franch. Fragment de coupe transversale de l'axe floral au niveau des faisceaux pétalaires montrant le début de la formation des faisceaux carpellaires. Gr. : 35.

Fig. 3. — *Paeonia Delavayi* Franch. Fragment de coupe transversale de l'axe floral montrant à gauche des faisceaux du disque et à droite les deux faisceaux carpellaires latéraux de l'un des carpelles. Le faisceau carpellaire médian s'éloigne des précédents. Gr. : 35.

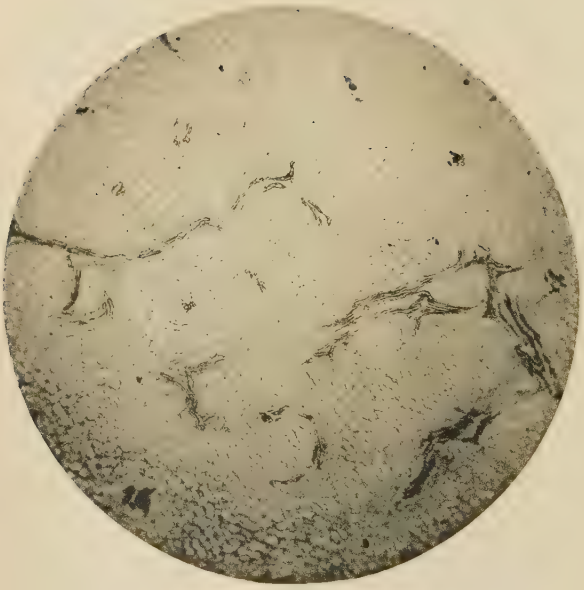
Fig. 4. — *Paeonia Delavayi* Franch. Fragment de coupe transversale de l'axe floral montrant une partie du réseau périphérique à partir duquel se forment les faisceaux du disque et les faisceaux staminaux. Gr. : 35.

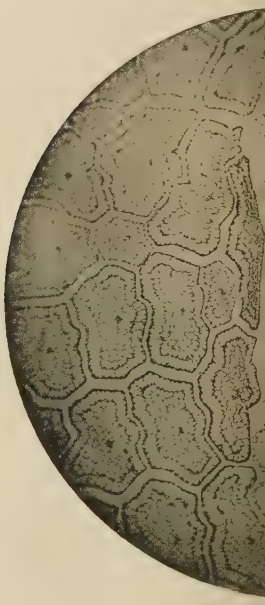
Fig. 5. — *Paeonia Delavayi* Franch. Coupe transversale d'une partie du disque et des étamines. Gr. : 35.

Fig. 6. — *Paeonia Delavayi* Franch. Coupe transversale de carpelle. Gr. : 35.

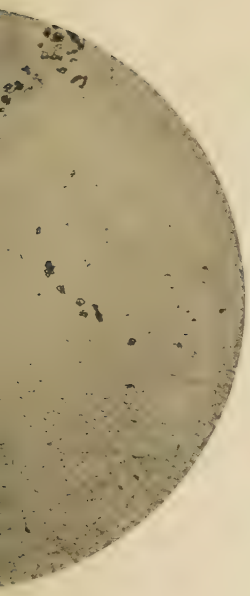


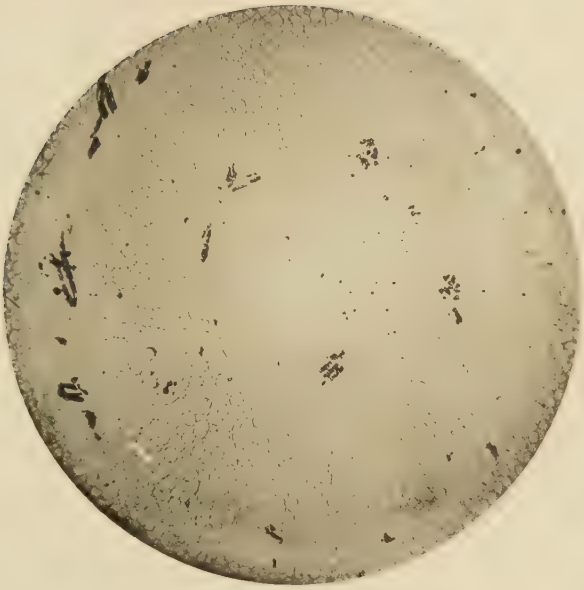
1



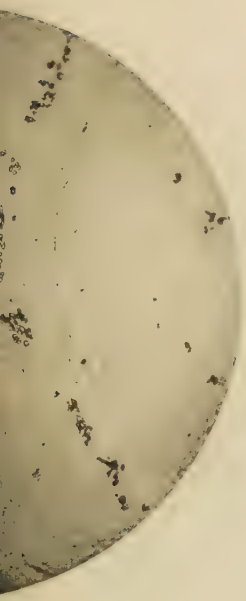


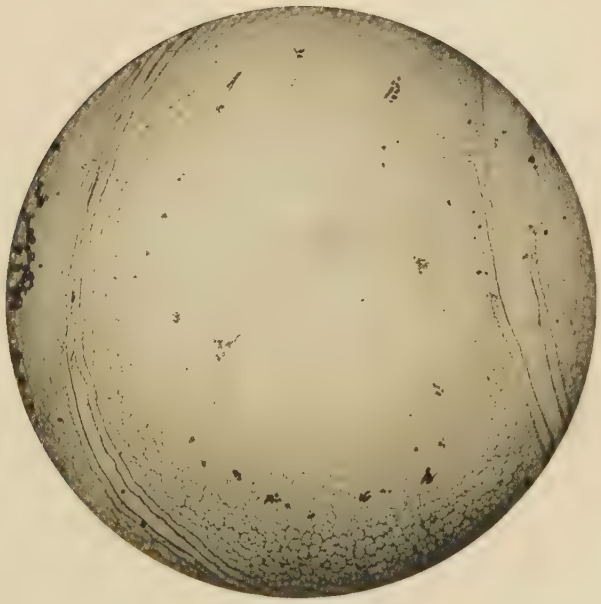
4





3





6

Imp. G. Bellan, Paris.

PLANCHE XI

PLANCHE XI

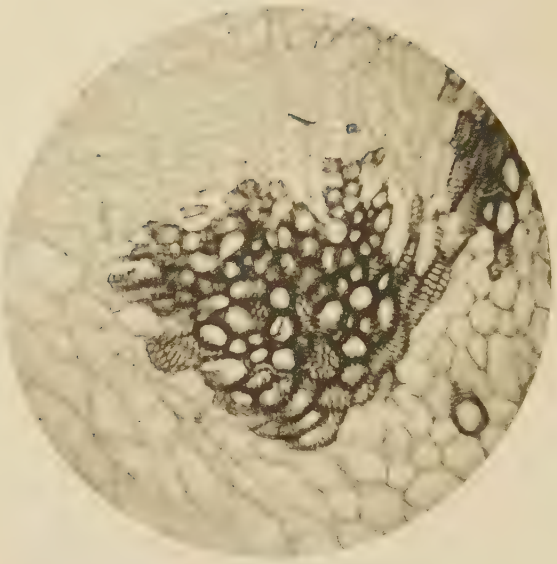
Microphotographies.

Fig. 1. — *Clematis Vitalba* L. Faisceau de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires avec trachéides du bois secondaire et trachéides aquifères, en coupe transversale. Les ponctuations sont du type réticulé. Gr. : 200.

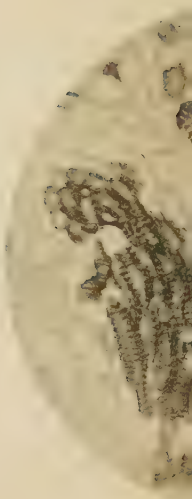
Fig. 2. — *Clematis Vitalba* L. Trachéides du bois secondaire et trachéides aquifères en coupe longitudinale au niveau des faisceaux sépalaires. Les ponctuations sont du type réticulé avec tendance vers le type scalariforme. On remarque sur la droite une trachéide aquifère isolée en coupe transversale. Gr. : 200.

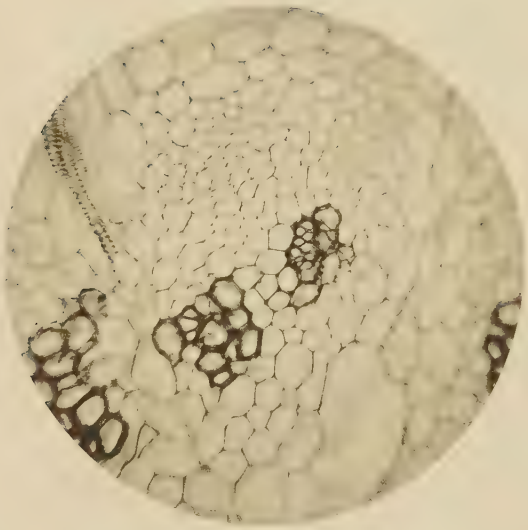
Fig. 3 et 4. — *Anemone nemorosa* L. Trachéides du bois secondaires et trachéides aquifères en coupe transversale au niveau de base des faisceaux carpellaires. Les ponctuations sont du type réticulé. Gr. : 200.

Fig. 5 et 6. — *Anemone nemorosa* L. Trachéides du bois secondaire et trachéides aquifères en coupe longitudinale au niveau de base des faisceaux carpellaires. Les ponctuations sont du type réticulé. Gr. : 200.

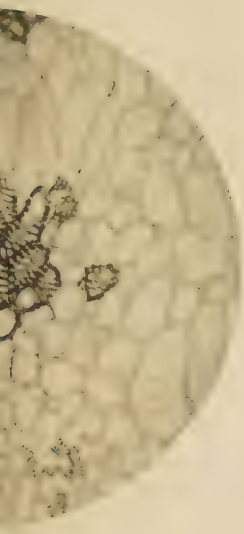


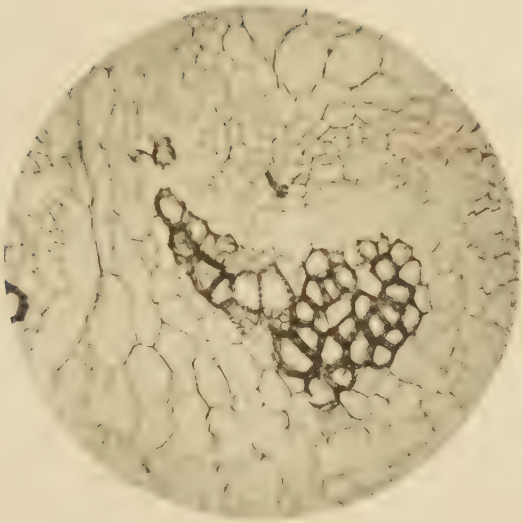
1



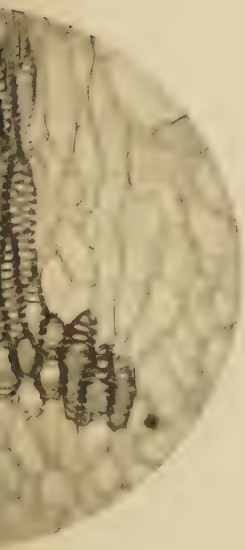


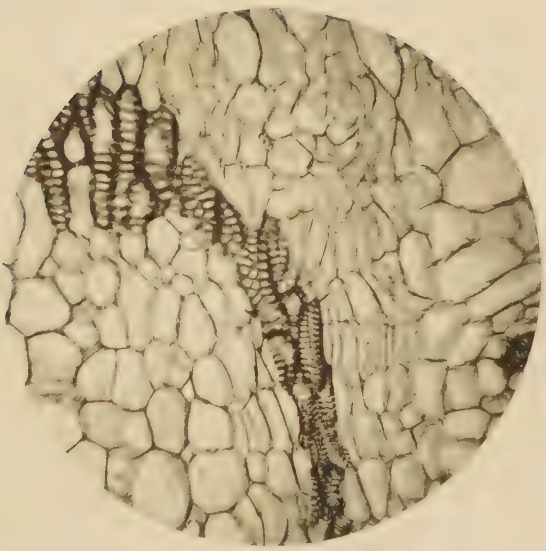
4





3





6

Imp. G. Boüan, Paris.

PLANCHE XII

PLANCHE XII

Microphotographies.

Fig. 1. — *Anemone nemorosa* L. Trachéides aquifères indépendantes de tout élément conducteur en coupe longitudinale. Les ponctuations sont du type réticulé. Gr. : 250.

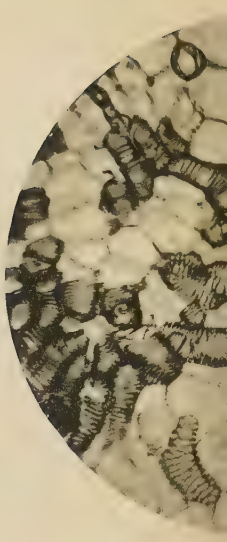
Fig. 2 et 3. — *Anemone japonica* Sieb. et Zucc. Trachéides du bois secondaire et trachéides aquifères en coupe longitudinale au niveau des faisceaux sépalaires. Les ponctuations sont du type réticulé avec tendance vers le type scalariforme. Gr. : 200.

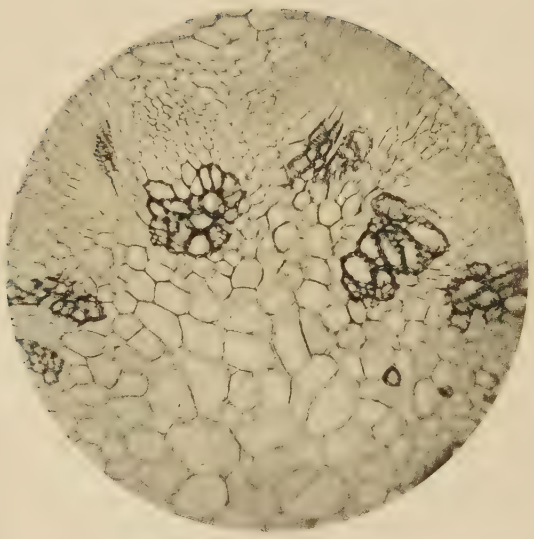
Fig. 4. — *Isopyrum fumarioides* L. Trachéides du bois secondaire et trachéides aquifères en coupe transversale au niveau de base des faisceaux carpellaires. Les ponctuations sont du type réticulé. Gr. : 200.

Fig. 5. — *Isopyrum fumarioides* L. Trachéides du bois secondaire et trachéides aquifères en coupe longitudinale au niveau de base des faisceaux carpellaires. Les ponctuations sont du type réticulé. Gr. : 200.

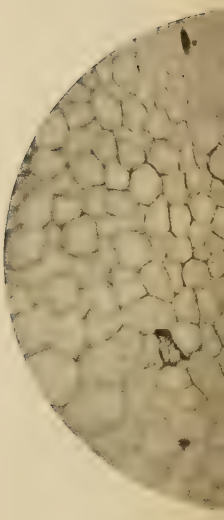
Fig. 6. — *Thalictrum isopyroides* C. A. Mey. Faisceaux de l'axe floral au niveau des faisceaux sépalaires avec trachéides du bois secondaire et trachéides aquifères en coupe transversale. Les ponctuations sont du type réticulé. Gr. : 200.

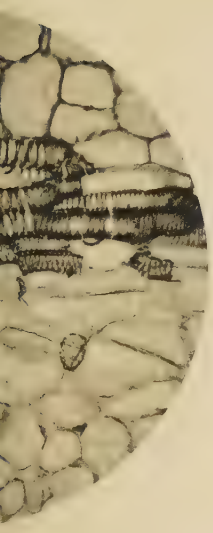
1

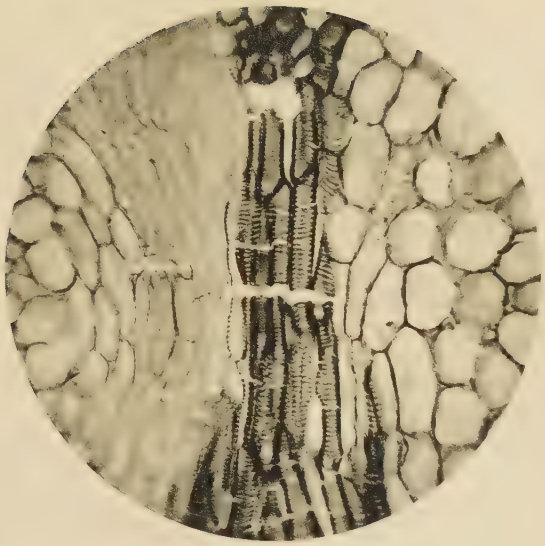




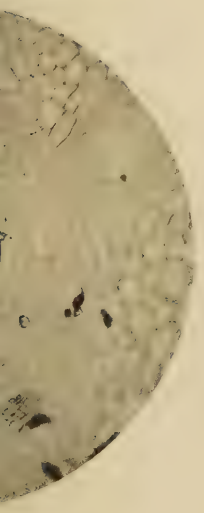
4

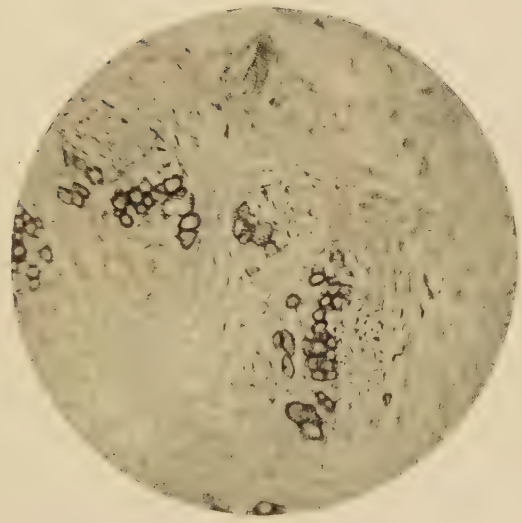






3





6

Imp. G. Boban, Paris. 893

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Préface I
Introduction 1
Historique 3
Technique 9

Chapitre I. — **Tribu des Helléborées** 15

Genre *Aquilegia* 15
Genre *Nigella* 25
Genre *Garidella* 40
Genre *Helleborus* 43
Genre *Eranthis* 49
Genre *Delphinium* 54
Genre *Aconitum* 63
Genre *Trollius* 70
Genre *Caltha* 82
Genre *Actaea* 86
Genre *Isopyrum* 93
Résumé 101

Chapitre II. — **Tribu des Anémonées** 103

Genre *Adonis* 103
Genre *Anemone* 110
Genre *Clematis* 131
Genre *Thalictrum* 146
Genre *Myosurus* 152
Résumé 155

Chapitre III. — **Tribu des Renonculées** 158

Genre *Ranunculus* 158
Genre *Ceratocephalus* 198
Genre *Ficaria* 200
Résumé 205

Chapitre IV. — **Tribu des Paeoniées** 209

Genre *Paeonia* 209
Résumé 231

Chapitre V. — **Trachéides** 233

Conclusions générales 239
Index bibliographique 248
Microphotographies 253

1230. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 4-35.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Physiologie de la fleur

Vu et approuvé :
Paris, le 20 février 1935.
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Paris,
S. CHARLÉTY.